FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 36. BAND

DER GANZEN REIHE 136. BAND

DRITTES/VIERTES HEFT

MIT 29 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 1 TAF

Nachlaß von Prof. N. Malta

1943,6

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1943

Flora. N. F. Band 36	Heft 3/4	S. 215–334. Jena, 20. 3. 1943

Inhaltsverzeichnis.

Seite

RENNER, OTTO und GUDRUN PREUSS-HERZOG, Der Weg der Pollenschläuche im Fruchtknoten der Oenotheren. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 215—222

MÜNCH, ERNST, Durchlässigkeit der Siebröhren für Druckströmungen. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 223—262

HERZOG, TH., Moosgesellschaften des höheren Schwarzwaldes . . . . 263—308

RENNER, O., Notiz über blasse Cephalanthera und Tozzia . . . . . 309—312

BEYRICH, HELGA, Über die Membranverkieselung einiger Pflanzenhaare. Mit 16 Abbildungen im Text . . . . . 313—324

RENNER, O., Kurze Mitteilungen über Oenothera. V. Zur Kenntnis von O. silesiaca n. sp., parviflora L., ammophila Focke, rubricaulis Kleb. Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel II . . . 325—334

Titel und Inhalt zu Band 36.

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band, dessen Preis im laufenden Jahre 40 RM nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu schicken an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Verfassernamen sind gerade, lateinische Namen gewellt zu unterstreichen. Vorlagen zu Textabbildungen sollen nicht in den Text eingefügt werden, sondern sind gesondert beizugeben; die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt zusammenzustellen. Als Muster für die Art der Literaturzitierung gelten die Literaturlisten der letzten Bände der Flora.

Für den Druckbogen wird, bis zu der Höchstzahl von drei Bogen, ein Unkostenbeitrag von 30 RM gewährt, jedoch nicht bei Dissertationen. Nur 40 Sonderabdrucke können bis auf weiteres geliefert werden.

Soeben erschien:

Die pflanzlichen Symbiosen

Von **Dr. Reinhold Schaede**

außerplanmäßiger Professor an der Universität Breslau

Mit 153 Abbildungen im Text. VIII 172 S. gr. 8° 1943 RM 10,—

Das vorliegende Buch ist aus einer Vorlesung entstanden, die der Verfasser im Jahre 1941 gehalten hat. Da nun die Literatur gesammelt war und die Gedankengänge festlagen, hat er sich entschlossen, das Thema in Buchform auszuarbeiten, damit dem Mangel an einer ausführlichen zusammenfassenden Darstellung der pflanzlichen Symbiosen abgeholfen werde.

Es war seine Absicht, in der Mannigfaltigkeit der Erscheinungen den inneren Zusammenhang zu zeigen und ein klares Bild von den gegenseitigen Beziehungen der symbiontischen Pflanzen zu entwerfen.

Bei der Abfassung des Textes hat er sich bemüht, zu berücksichtigen, daß auch Lesern, die nicht Botaniker von Fach sind, und Studierenden der Weg zum Verständnis geebnet wird. Weil unter letzteren die Kenntnis des Griechischen sehr stark zurückgegangen ist, sind aus dieser Sprache entnommene Ausdrücke in Fußnoten erklärt worden.

Inhalt: **I. Einleitung.** Erörterung des Begriffes „Symbiose". Grundlagen der gegenseitigen Beziehungen zwischen den Symbionten. / **II. Bakterien-Symbiosen.** Leguminosen. Rubiaceen. Ardisia crispa. Dioscora macroura. / **III. Actinomyceten-Symbiosen.** Alnus, Casuarina, Ceanothus, Coriaria, Elaeagnus, Hippophae, Myrica. / **IV. Blaualgen-Symbiosen** (ausschließlich der Flechten). Einzellige Pflanzen (Endocyanosen). Lebermoose. Azolla. Cycadeen. Gunnera. Beziehungen und Stoffwechselverhältnisse der Symbionten, ausschließlich der Endocyanosen. / **V. Die Flechten.** / **VI. Die Mykorrhizen.** A. Mykorrhizen kohlenstoff-autotropher Wirtspflanzen. Bryophyten. Pteridophyten. Ericaceen. Pirolaceen. Apocynaceen und Asclepiadaceen. Gentianaceen. Waldbäume. Juniperus communis. Grüne Orchideen. / B. Mykorrhizen kohlenstoff-heterotropher Wirtspflanzen. Heterotrophe Orchideen. Burmanniaceen. Monotropahypopitys. Pteridophyten-Prothallien. / **VII. Die Pilzsymbiose der Lolium-Arten.** / Register.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

444

Der Weg der Pollenschläuche im Fruchtknoten der Oenotheren.

Von Otto Renner und Gudrun Preuß-Herzog.
(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Mit 6 Abbildungen im Text.

Nachlaß von Prof. N. Mal

Bei langen Fruchtknoten mit zahlreichen Samenanlagen ist nicht ohne weiteres zu erraten, wie die Verteilung der Pollenschläuche auf die zu befruchtenden Embryosäcke zustandekommt. Wenn die kräftigsten, am raschesten wachsenden Schläuche im Fruchtknoten am weitesten nach unten eilen würden, wäre das nicht unzweckmäßig (R. 1919, S. 306), und Versuche mit mehrförmigem Pollen von heterozygotischen Oenotheren haben tatsächlich ergeben, daß die durchschnittlich rascher wachsenden Mikroprothallien durchschnittlich tiefer eindringen. Bei *O. Lamarckiana* sind die *velans*-Pollenschläuche den *gaudens*-Schläuchen im allgemeinen in der Konkurrenz überlegen, wie die Häufigkeitsverhältnisse zwischen den Zwillingsbastarden nach reichlicher Bestäubung erkennen lassen, und in der Kreuzung O. *Hookeri* × *Lamarckiana* finden sich die *velutina*-Samen vorzugsweise in den mittleren und unteren, die *laeta*-Samen verhältnismäßig oft in den oberen Teilen der Früchte (Hiorth 1926, S. 178 f.). Im einzelnen sagen diese Erfahrungen jedoch über die Art und Weise der Verteilung noch nichts aus, und deswegen wurde versucht, etwas genauere Kenntnis zu erhalten.

In den Narbenlappen von *O. biennis* (und ebenso von anderen Arten, desgleichen von Bastarden; alle untersuchten Sippen verhielten sich in allen wesentlichen Punkten gleich) bohren sich die Pollenschläuche zunächst annähernd senkrecht zur Oberfläche zwischen den Papillen der Epidermis und weiterhin im zartwandigen Parenchym ein, aber sie werden, wie Querschnitte am deutlichsten zeigen, leicht in tangentialer Richtung abgelenkt (Abb. 1 c), und gelegentlich biegen sie sogar ein Stück weit nach außen zurück (Abb. 1 a). Augenscheinlich gehen sie den Weg des kleinsten Widerstandes, d. h. durch die weitesten Interzellulargänge; früher (R. 1919, S. 330) wurde beobachtet, daß einzelne Schläuche sich deshalb selbst gegen die Narbenspitze verirren können. In geringer Entfernung von der Oberfläche gelangen sie in ein Parenchym, dessen Zellen schräg nach innen und unten gestreckt

sind (Abb. 1b), und die Interzellularen dieses Parenchyms führen sie in das Fernleitgewebe, das in den Narbenlappen außerhalb, im Griffel innerhalb der zarten Gefäßbündel liegt und einen zentralen zylindrischen Strang aus dünnen, lang schlauchförmigen Zellen mit meist ziemlich engen, zur Hauptsache längs verlaufenden Interzellularen bildet (Abb. bei R. 1919, S. 330). Hier gibt es für die Pollenschläuche keinen anderen Weg als den nach unten.

Bei den kurzgriffligen Sippen wie *O. biennis*, deren Narben zwischen den Antheren liegen, werden die Narben schon in der Knospe mit einer zusammenhängenden Schicht von Pollen bedeckt, und die Pollenschläuche beginnen teilweise schon kurz vor der Entfaltung der Blüte auszuwachsen. Die Innenseiten der Narbenlappen werden erst mit der An-

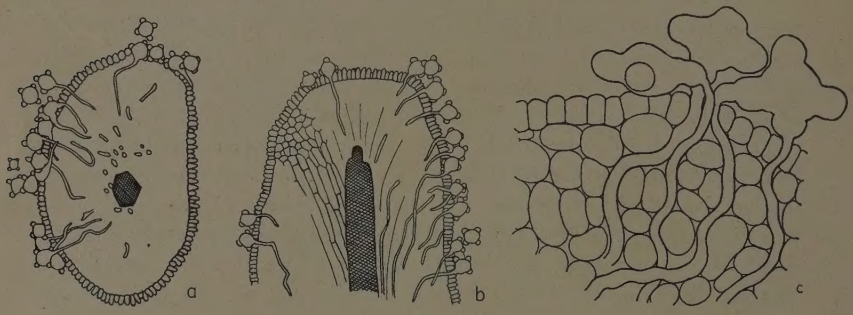
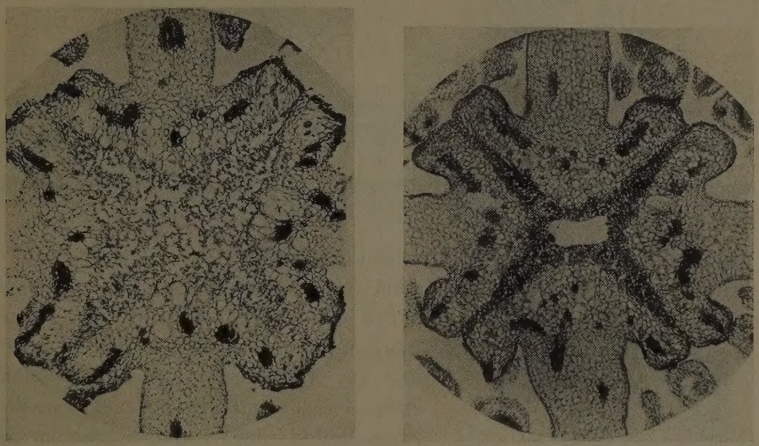


Abb. 1. Narbenlappen von O. pictirubata gigas mit gekeimten Pollenkörnern. a und c quer, b längs geschnitten. Das Gefäßbündel in a und b schraffiert. a und b 20 ×, c 80 ×.

these frei gelegt, aber bei spontaner Bestäubung durch Insekten werden auch diese Innenflächen dicht mit Pollen bepudert. Der Raum zwischen den Basalteilen der Narbenlappen geht nach unten in eine kurze, enge Griffelhöhle über, die sich bald als enger Spalt in dem Interzellularensystem des zentralen Leitgewebes verliert. Daß Pollenschläuche, die gerade in diesen Zwickel gelangen, nicht den Weg in die Griffelhöhle nehmen, sondern durch die hier besonders langen, schräg nach oben gerichteten, miteinander verzahnten Papillen der Narbenepidermen[1]) ins Parenchym der Narben abgelenkt werden, nicht anders als an jeder anderen Stelle, wurde früher mitgeteilt (R. 1919, S. 330).

1) Dalmer (S. 15) spricht wie vor ihm Capus von einem „lockeren Pseudoparenchym", das im Griffelkanal von *Mahonia aquifolium* durch Verfilzung der Papillen entsteht. — Die beiden genannten Autoren stellen die Frage nach der Verteilung nicht, ebensowenig Guéguen und Brink.

Im oberen und mittleren Teil des Fruchtknotens stellt das Leitgewebe einen recht mächtigen, vierkantigen zentralen Körper dar, dessen Kanten gegen die Rinnen der Placenten vorgezogen sind (Abb. 1a, 3a). Die Zellen sind lang und eng, schlauchförmig, die Querdurchmesser der längs verlaufenden Interzellularräume sind oft mehrmals größer als die der Zellen. Ausnahmsweise bildet sich statt dieser Auflockerung des Gewebes durch Zerreißung ein weiter Hohlraum in der Mitte; die vier zu den Placenten laufenden Flügel sind dann besonders deutlich abgesetzt (Abb. 2b). Im unteren Bezirk des Fruchtknotens ist das zentrale Gewebe ein dichtes Parenchym, das lockere Leitgewebe



a b

Abb. 2. Fruchtknotenquerschnitte, aus dem mittleren Teil. a von O. biennis Luckenwalde, b von O. biennis München.

erscheint in vier isolierte, vor den Placentarfurchen liegende Stränge von annähernd elliptischem Querschnitt zerlegt (Abb. 3a). Aus den Rinnen der Placenten treten einige Zeit nach der Bestäubung auf der ganzen Länge des Fruchtknotens die Pollenschläuche in großer Zahl aus (Abb. 3b).

Man sieht leicht: Schläuche, die sich im inneren Teil des Leitgewebes halten, werden nach unten geführt. Zur Befruchtung kommen die Schläuche dann, wenn sie gegen die Rinnen der Placenten gedrängt werden. Wie soll das geschehen?

Auf Längsschnitten durch die Fruchtknoten ist der Verlauf der Pollenschläuche in geeigneten Stadien leicht zu verfolgen, weil sie mit

Plasma und oft auch mit Stärke angefüllt sind und in Handschnitten mit Jodlösung, in Mikrotompräparaten mit Plasmafarbstoffen herausgehoben werden können. Und nun fällt auf, daß die Schläuche, die sich nach außen, zu den Samenanlagen, wenden, nicht abwärts laufen,

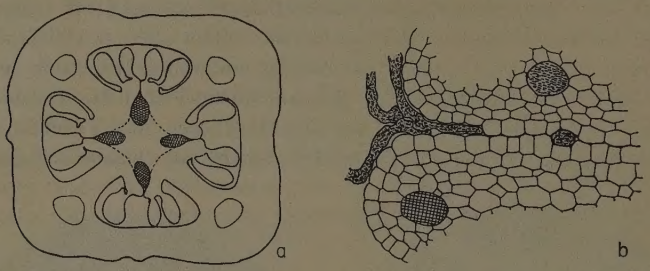


Abb. 3. O. biennis. a Übersicht des Fruchtknotenquerschnitts, schraffiert die Leitgewebestränge im unteren Teil, mit gestrichelten Linien angedeutet die Grenze des noch geschlossenen Leitgewebes weiter oben, wie in Abb. 2a. — b Placentarrinne mit austretenden Pollenschläuchen, im Querschnitt; unten ein Gefäßbündel schraffiert, oben eine Raphidenzelle quer getroffen, in der Mitte ein durchschnittener Pollenschlauch zwischen den aufeinandergedrückten Epidermen; 160 ×.

sondern schräg aufwärts, entsprechend der Richtung der Zellen und Interzellularen, die hier in einem Winkel von gewöhnlich etwa 45 Grad nach außen und oben orientiert sind. Der Längsabstand zwischen der Umbiegungs- und der Austrittsstelle ist so groß, daß etwa 3 Samenanlagen auf der Strecke Platz finden, der Schlauch also an so vielen Ovula vorbeiläuft (Abb. 3).

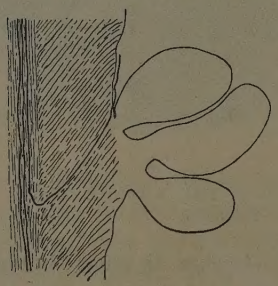


Abb. 4. Stück aus einem Fruchtknotenlängsschnitt von O. biennis mit drei Pollenschläuchen, zwei durchlaufenden und einem in die Placenta umbiegenden, und mit drei Samenanlagen. 40 ×.

Genauere Beobachtung zeigt, daß die Schläuche, in von Fall zu Fall recht verschiedener Form der Krümmung, bald allmählich ein Stück weit nach außen und unten geführt werden, um sich dann nach oben zu wenden (Abb. 2a), bald mit schroffer Umbiegung den Weg nach oben einschlagen (Abb. 5b). Auch Irrungen kommen vor, in dem Sinn, daß ein Schlauch, der schon den Weg nach oben gefunden hatte, eine Wendung von 180 Grad ausführt und schräg nach innen und unten zum Längsstrang des Leitgewebes zurück wächst (Abb. 6a). Das Prinzip der Lenkung ist kein anderes als in der Narbe: der Schlauch wächst

dahin, wo es für ihn am leichtesten ist, und die auffallendsten Krümmungen kommen dann zustande, wenn eine Schlauchspitze aus einem weiten Inter-

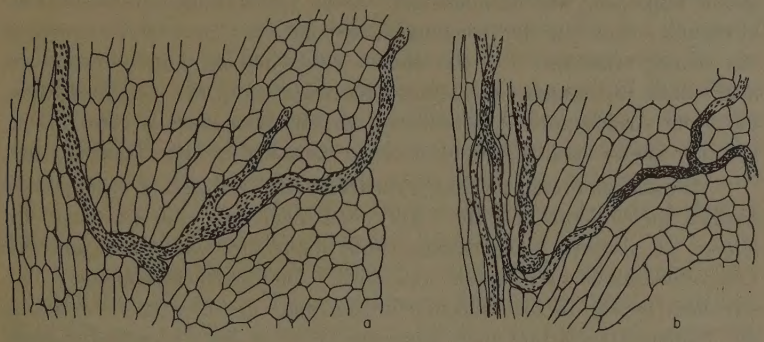


Abb. 5. Aus dem Längsstrang des Leitgewebes in die Placenten umbiegende Pollenschläuche von O. biennis, im Längsschnitt des Fruchtknotens. 160 ×.

zellularraum heraus auf eine dichte Gruppe von Zellen stößt, wie in Abb. 5a und 6a. Nicht zu übersehen ist die ganz gewöhnliche und

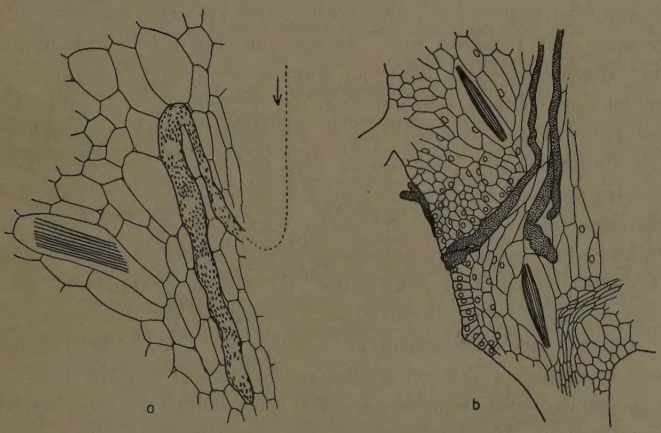


Abb. 6. Aus Längsschnitten von O. biennis. a ein Pollenschlauch, der schon nach oben und außen abgelenkt war, aber durch eine dichte Zellengruppe wieder nach unten und innen gedrängt wird, 160 ×. — b Austritt der Pollenschläuche im untersten Teil der Fruchtknotenhöhle. 120 ×.

mitunter reiche Verzweigung der Pollenschläuche, sobald sie das periphere Leitgewebe der Placenta erreicht haben, während in den Längs-

strängen nie Verzweigungen beobachtet wurden. Mitunter sind lappig verästelte Schlauchenden in flachen Interzellularen, deren Form sie sich genau anpassen, wie ausgegossen. Nicht selten findet die erste Verzweigung schon an der Biegungsstelle statt, dort wo der Schlauch in das schräg orientierte Gewebe eintritt (Abb. 5 b). Da die Verästelung nach allen Richtungen des Raums stattfindet und die im Präparat in die Tiefe streichenden Äste schlecht zu verfolgen sind, ist die Häufigkeit der Verzweigungen wohl noch größer, als es den Anschein hat.

Im alleruntersten Teil des Fruchtknotens erst ändert sich das bis hierher gleichbleibende Bild. Auf einer Zone, die nur ein paar Mal länger ist als eine Samenanlage, unterbleibt die Umorientierung der Leitgewebezellen nach außen und oben. Die schlauchförmigen Zellen streichen gerade in die Placentarfurchen aus, und hier allein gelangen die Pollenschläuche auf dem kürzesten Weg in die Fruchtknotenhöhle (Abb. 6 b).

Nach früheren Untersuchungen stellt sich Verzweigung der Pollenschläuche von *Oenothera, Epilobium, Clarkia* dann ein, wenn das Wachstum einigermaßen gehemmt ist (R. 1919; Walderdorff 1924). Im Experiment wurde die Hemmung erreicht durch nicht optimale Wasserversorgung der keimenden Pollenkörner. Die Verzweigung der Schläuche im Gewebe der Placenta weist darauf hin, daß hier die Bedingungen für ihr Wachstum nicht mehr so günstig sind wie in den längs verlaufenden Leitsträngen, und der Sinn der Verästelung ist wohl das Aufspüren eines Weges, der wirklich in die Rinne der Placenta führt; vermutlich finden manche Äste diesen Weg nicht, und der glückliche Pfadfinder wird dann die Spermazellen an sich ziehen, die bis zur Entscheidung im unverzweigten Teil des Schlauchs warten müssen[1]). Sogar in der Fruchtknotenhöhle sind Verzweigungen noch häufig; daß die Ernährung der Pollenschläuche hier schwieriger ist als im Leitgewebe, läßt sich annehmen, und die wiederholte Spaltung mag bei der Ausfindigmachung einer unbefruchteten Samenanlage von Nutzen sein. Vermutlich spielt sich ein wesentlicher Teil der Konkurrenz zwischen den Mikroprothallien noch in der Fruchtknotenhöhle ab. Wie weit chemotropische Reizbarkeit an der Lenkung der Schläuche zu den Mikropylen beteiligt ist, bleibt zu untersuchen.

1) Mit der von Heitz u. Resende angegebenen Methode werden sich die Zellkerne der Pollenschläuche wohl auch im Fruchtknoten darstellen lassen. — Tschernojarow gibt für *Myosurus* an, daß die Pollenschläuche im Fruchtknoten und in der Mikropyle mitunter verzweigt sind und daß dann vegetativer Kern und (zweikernige) generative Zelle immer in den stärksten Ast eintreten.

Nun ist aber noch immer nicht klar geworden, ob es eine Einrichtung gibt, die es gerade den schwächeren Männchen möglich macht, beizeiten die geradlinige Wanderung zugunsten des schiefen, rascher zum Ziel führenden Weges aufzugeben. Man könnte daran denken, daß die zuerst im Fruchtknoten ankommenden Schläuche sich vorzugsweise in der mittleren Zone des Leitgewebes halten und die späteren auf diese Weise in die äußeren Teile der Leitstränge gedrängt werden; warum die ersten Schläuche die zentralen Partien bevorzugen sollen, ist freilich aus der Beschaffenheit des ganzen Systems nicht recht zu verstehen, aber eine eigens auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung muß darüber Aufschluß bringen, ob eine solche Bevorzugung besteht oder nicht.

Die Fähigkeit zur Verzweigung wird nach den vorliegenden Erfahrungen für den in Frage stehenden Zweck wohl nicht ausgenützt. Nach Emerson (1941) verzweigen sich bei der selbststerilen *O. organensis* die ganz kurzen Schläuche aus den Pollenkörnern, die den Pollenletalfaktor pl enthalten, mehrfach, während die gesunden Schläuche einfach bleiben. Aber unverzweigt sind auch die mit einem gerade wirksamen Selbststerilitätsgen behafteten gehemmten Schläuche, die nicht viel länger werden als die letalen, und dasselbe gilt nach neuerlicher Untersuchung für die starken Pollenschläuche der *O. (atrovirens × biennis) pictirubata gigas*, die im sippeneigenen Griffel immer stecken bleiben, so daß die tetraploide Form, anders als die diploide, streng selbststeril ist (R. 1939, S. 222). Nicht jede Art von Wachstumshemmung muß also zur Verzweigung der Schläuche führen. Aber die Hemmung, die durch die Selbststerilitätsfaktoren verursacht wird, könnte doch von besonderer Art sein und gerade auch die Verzweigung unterdrücken. So erschien es noch immer denkbar, daß Pollenschläuche, die auf der langen Wanderung zu ermatten beginnen, schon im Leitgewebe der Längsstränge sich verzweigen und deshalb früh in die schrägen zu den Samenanlagen führenden Bahnen geraten. Doch konnte bis jetzt nicht beobachtet werden, daß dem Umbiegen gegen die Placentarrinne regelmäßig eine Verzweigung vorausgeht.

Völlig befriedigende Einsicht in die Momente, die eine recht rationelle Verteilung der Pollenschläuche auf die große Zahl der Samenanlagen bewirken könnten, haben wir also noch nicht gewonnen. Aber vielleicht waren die Erwartungen, mit denen wir an die Untersuchung herangingen, auch zu hoch gespannt: wenn die Zahl der Pollenschläuche bei normaler Bestäubung größer ist als die der befruchtungsfähigen Samenanlagen, und wenn der Zufall dafür sorgt, daß der eine Schlauch früher, der andre später aus der Längs- in eine Querbahn gerät, bedarf

es keiner gar zu fein abgestimmten Einrichtungen, um die Befruchtung so gut wie aller tauglichen Ovula zu gewährleisten. Eine feine Abstimmung wäre vielleicht, aber nur unter recht komplizierten Voraussetzungen, durch ein Konzentrationsgefälle wachstumsbeeinflussender Stoffe in den Placenten zu erreichen, wie es KUHN (1937, S. 461) bei *Matthiola* als möglich annimmt.

Eine Untersuchung anderer Gattungen mit gleich oder ähnlich gestalteten Fruchtknoten ist im Gang.

Zusammenfassung.

Der Fruchtknoten der Oenotheren besitzt ein Leitgewebe, das sich entsprechend der Zahl der Placenten in vier Stränge auflöst und durch das Zusammenwirken von längs verlaufenden mit schräg nach außen und oben gerichteten Interzellularkanälen für die allmähliche Zuteilung der Pollenschläuche an die Samenanlagen sorgt. Die in den schrägen Querbahnen regelmäßig eintretende Verzweigung der Pollenschläuche ist wohl nicht unwichtig, weil die Wege zu den Placentarrinnen in dem dreidimensionalen Parenchym nicht eindeutig vorgezeichnet sind.

Zitierte Literatur.

BRINK, The physiology of Pollen. Amer. Jour. of Bot. **11,** 218—228, 283—294, 351—364, 417—436 (1924). — CAPUS, Anatomie du tissu conducteur. Ann. Sc. Nat., Bot., 6e sér., t. **7,** 209—291 (1878). — DALMER, Über die Leitung der Pollenschläuche bei den Angiospermen. Jenaische Z. f. Naturw. **14,** 530 - 586 (1880). — EMERSON, Linkage relationship of two gametophytic characters in Oenothera organensis. Genetics **26,** 469—473 (1941). — GUÉGUEN, Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmate des Phanérogames (I. Monocotylédones, Apétales et Gamopétales). Thèses Fac. Sci. Paris, sér. A., N° 393. 136 S., 22 Taf. Paris 1901. — HEITZ u. RESENDE, Zur Methodik der Pollenkorn- und Pollenschlauchuntersuchung. Bol. Soc. Broter. **11,** 5—15 (1936). — HIORTH, Zur Kenntnis der Homozygoten-Eliminierung und der Pollenschlauch-Konkurrenz bei Oenothera. Z. f. Vererbgsl. **46,** 171—237 (1926). — KUHN, Befruchtungsphysiologische Untersuchungen zum Problem der Vererbung der Blütenfüllung bei Matthiola. Z. f. Vererbgsl. **72,** 387—482 (1937). — RENNER, Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. Z. f. Bot. **11,** 305—380 (1919). — Ders., Über gigas- und hemigigas-Formen und ihre Verwendung zur Untersuchung des cruciata-Merkmals. Flora **133,** 215—238 (1939). — TSCHERNOJAROW, Befruchtungserscheinungen bei Myosurus minimus. Österr. Bot. Z. **75,** 197—206 (1926). — WALDERDORFF, GRÄFIN, Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmycelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. Bot. Archiv **6,** 84—110 (1924).

Durchlässigkeit der Siebröhren für Druckströmungen.

Von **Ernst Münch.**

(Aus dem Forstbotanischen Institut der Universität München.)

Mit 4 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 223
I. Anatomische Grundlagen 225
1. Siebporen und Plasmaverbindungen 225
2. Vakuolenverbindungen 228
3. Mögliche Formen der Plasmaverbindungen 233
II. Physiologische Untersuchungen 238
1. Der Zapfversuch 238
a. Bisheriger Stand 238
b. Allgemeines Vorkommen des Saftaustrittes 240
c. Der Einwand pathologischer Durchstoßung 241
d. Veränderung des Saftes infolge Verletzung 243
2. Strömungswiderstände enger Poren 243
a. Einleitung 243
b. Strömungswiderstände im Holz 244
aa. Frühere Ergebnisse 244
bb. Eigene Versuche 248
cc. Physikalische Erklärung 251
dd. Anwendung auf die Siebröhren 254
III. Zusammenfassung 259
Literatur 261

Einleitung.

Meine Druckstromlehre der Stoffbewegungen ist im Grunde höchst einfach, viel zu einfach für solche, denen Einfachheit ein Gegenbeweis für die Richtigkeit einer physiologischen Erklärung ist, weil sie sich physiologische Vorgänge nur als geheimnisvoll und umständlich denken können. Ich sage: Wenn infolge der Erzeugung und des Verbrauches von Assimilaten an verschiedenen Stellen ein Gefälle des osmotischen Druckes auftritt, so muß in der Richtung dieses Druckgefälles eine Druckströmung der Assimilatlösung auftreten, wenn in der gleichen Richtung Leitungsbahnen führen, die für die Lösung durchlässig sind. Das ist keine „Hypothese“ oder „Spekulation“, sondern eine absolut zwingende physikalische Folgerung, die zudem durch einen ganz einfachen Apparat vor Augen geführt werden kann.

Die Massenströmung hängt also im Grunde nur von 2 Bedingungen ab: Von der Druckdifferenz und von der Durchlässigkeit der Verbindungsbahnen für die Lösungen der wandernden Stoffe. Da die erste dieser Bedingungen, das Bestehen von osmotischen Druckdifferenzen in der Richtung des Assimilatstromes, nicht zu bestreiten ist[1]), bleibt für die grundsätzlichen Gegner der Druckstromlehre nur die zweite unserer Bedingungen als Angriffspunkt: Man muß die Durchlässigkeit der Leitungsbahnen, besonders der Siebröhren, für die Massenströmungen von Lösungen bestreiten, wie es besonders SCHUMACHER tut. Er behauptet, die Anatomie vieler Siebröhren, ganz besonders der Koniferen und Pteridophyten, „stehe in krassem Widerspruch zu den Voraussetzungen der MÜNCHschen Druckstromhypothese". „MÜNCH ist diesem Einwand — dem schwersten, der bisher gegen sein Ideengebäude erhoben worden ist — bis heute durch Stillschweigen ausgewichen"[2]).

Dieser krasse Widerspruch soll in zwei Beziehungen bestehen:

Erstens wird für viele Pflanzenarten bestritten, daß die Plasmakörper zwischen den Siebröhrengliedern durch offene Wandporen miteinander zusammenhängen.

Zweitens wird teils stark bezweifelt, teils direkt bestritten, daß die Vakuolen benachbarter Siebröhrenglieder durch die Siebporen hindurch miteinander zusammenhängen, was eine unbedingte Voraussetzung für die Druckstromlehre sei.

---

1) Ein Versuch von CURTIS und SCOFIELD (1933), entgegengesetzt gerichtete oder unzureichende Drucke nachzuweisen, hatte nur kurzen Bestand; er wurde bald von WALTER und von PFEIFFER als methodisch fehlerhaft abgelehnt. Auch die Behauptung von H. FISCHER (1936, S. 450 u. a), die Konzentrationsverteilung stimme in vielen Fällen nicht mit meinem Schema überein, ist unrichtig, wie hier nicht weiter ausgeführt werden kann.

2) Nach dem Erscheinen meines Buches hat eine so lebhafte Erörterung des Problems in der botanischen Weltliteratur eingesetzt, daß ich unmöglich auf alle Einwände antworten konnte, ohne meine übrigen Arbeiten einzustellen, die ich für nicht weniger wichtig halte als die Stoffleitungsfrage. Ich verweise nur auf meine Studien über die Mechanik des Spiralbaues der Zellwände. Zudem war ich längere Zeit gesundheitlich stark behindert. Ich konnte erwarten, daß sich die meisten Einwände ganz von selbst erledigen, und habe mich darin auch nicht getäuscht. Überblickt man die neueren Zusammenstellungen der Frage von HUBER oder ROUSCHAL oder die Erörterungen beim Physiologenkongreß im Oktober 1941 in Berlin, so wird man zugeben müssen, daß von den vielen Einwänden und Bedenken gegen meine Theorie nicht mehr viel übrig ist. Merkwürdiger Weise haben gerade die schwächsten Einwände, nämlich die im folgenden besprochenen von SCHUMACHER, anscheinend noch den meisten Eindruck gemacht, so daß ich genötigt bin, meine Studien, die größtenteils schon viele Jahre zurückliegen, im folgenden zusammenzufassen.

Wenn das wirklich die schwersten Einwände sind, die bisher überhaupt gegen mein „Ideengebäude“ erhoben worden sind, so kann ich beruhigt sein; sie werden in Abschnitt I als durchaus irrig widerlegt.

Ein dritter Einwand, der schon von mehreren Seiten gegen die Annahme von Druckströmungen in den Siebröhren erhoben worden ist, behauptet, die Siebröhren und besonders die Siebporen seien zu eng für ausreichende Druckströmung. In der Tat ist zu einer vollständigen Theorie notwendig zu beweisen, daß die Leitungsbahnen und die Triebkräfte auch größenmäßig zur mechanischen Bewältigung der tatsächlichen Strömungen ausreichen oder wenigstens nicht sicher unzureichend sind. Wenn ich auch in dieser Hinsicht schon in meinem Buch eingehende Studien vorgetragen habe, so hielt ich doch weitere Untersuchungen über die Leistungsfähigkeit der Leitungsbahnen für Strömungen von Flüssigkeiten für angebracht. Die Ergebnisse sind in Abschnitt II enthalten.

Ein kurzer Auszug der folgenden Abhandlung wurde von mir bei der Arbeitstagung „Allgemeine Biologie“ des Reichsforschungsrates in Berlin-Dahlem am 22. Oktober 1941 vorgetragen.

I. Anatomische Grundlagen.

1. Siebporen und Plasmaverbindungen.

Über die Perforationen der Siebplatten und die Plasmaverbindungen schreibt Schumacher 1933 S. 721: „In der Mehrzahl der Fälle sind die Poren der Siebplatten von so außerordentlicher Feinheit, daß sie bei mittleren Vergrößerungen eben als zarte Striche in der Wand erkennbar sind. Dies gilt in ganz besonderem Maße für die Siebplatten der Koniferen, bei denen die sorgfältigen anatomischen Untersuchungen von Strasburger, Hill u. a. zu dem Resultat geführt haben, daß hier die Wandungen überhaupt gar nicht von offenen Kanälen durchbrochen sind, wie wir das bei den Siebplatten der Angiospermen gewöhnlich annehmen, sondern daß ähnlich wie bei den Tüpfeln parenchymatischer Zellen noch eine gequollene Wandlamelle (Schließhaut) vorhanden ist, die vielleicht (!) [1]) von feinsten Plasmodesmen durchsetzt ist.“

Mancher Botaniker wird von dieser Darstellung höchst überrascht gewesen sein. Tatsächlich ist sie durchaus irrig. Das, was Schumacher

1) Später hat er auch diese Einschränkung fallen gelassen, indem er (1933, S. 723) schreibt: „Bei dem erwähnten geschlossenen Bau der Siebröhren kann aber eine Deutung des Saftflusses im Sinne Münchs hier überhaupt nicht in Frage kommen.“

als das Ergebnis von STRASBURGER und HILL darstellt, ist nichts als ein vorübergehender Irrtum von STRASBURGER (1891), der von HILL (1901) widerlegt und daraufhin von STRASBURGER (1902) in aller Form widerrufen wurde, was SCHUMACHER offenbar ganz unbekannt geblieben ist.

Die Angabe SCHUMACHERS kann sich nur auf die Darstellung von STRASBURGER 1891 S. 65 u. 71 beziehen, mit der sie übereinstimmt. HILL wies aber 1901 mit verbesserter Farbentechnik nach, daß die Knötchen in den Siebporen von Pinus silvestris, die STRASBURGER als gequollene Stellen der Mittellamelle betrachtet hatte, zu den Plasmafäden gehören, die die Schließhäute durchsetzen und von Anfang an eine plasmatische Verbindung zwischen den benachbarten Siebröhren herstellen. Diese Feststellung gewinnt noch dadurch ein besonderes Gewicht, daß gerade STRASBURGER den ganzen Befund HILLS ausdrücklich anerkennt, wobei er dessen Beobachtungsgabe und verbesserte Methode lobend hervorhebt. Seine hiernach berichtigte Anschauung faßt er folgendermaßen zusammen:

„Die Schließhäute werden von Gruppen äußerst feiner Plasmodesmen durchsetzt; jeder einzelne Faden zeigt sich in der Mittellamelle zu einem sehr kleinen Knötchen angeschwollen. Dann beginnt die Veränderung dieser Plasmodesmen, die zugleich dicker werden . . . Das deckt sich mit meiner Angabe, womit der Ursprung der die Siebplatten der Koniferen durchsetzenden Fäden und Plasmodesmen wohl endgültig sichergestellt ist“ . . . . „HILL tritt also, in Übereinstimmung mit mir, für eine offene Verbindung[1]) der Glieder ein“. STRASBURGERS Abbildung Fig. 103c, im Bot. Praktikum, 3. Auflg. 1897, die noch eine durchlaufende Mittellamelle zeigt, ist in der 5. Auflage 1913 durch Fig. 122 ersetzt, die dieser Berichtigung durch HILL Rechnung trägt. Das alles bezieht sich wohlgemerkt auf die Gattung *Pinus*, also auf Koniferen. Schließlich haben auch ABBE u. CRAFTS (1939) die Plasmaverbindungen zwischen den Siebröhren von *Pinus* und anderen Koniferen erneut festgestellt und abgebildet.

Das wirkliche Ergebnis der Arbeiten von STRASBURGER und HILL ist also ungefähr das Gegenteil von dem, was SCHUMACHER von dem Ergebnis dieser Forscher behauptet und als „fundamentale Tatsache“ betrachtet: Die Durchbrechung der Schließhäute durch Plasmaverbindungen und damit die Verbindung der Siebröhrenglieder mit durchlaufenden Poren ist sichergestellt. Zudem ist festgestellt und von HILL mit Abbildungen belegt, daß sich diese Plasmaverbindungen während der Ausbildung der Siebröhren verdicken. Die Siebporen sind also erheblich weiter als die gewöhnlichen sehr engen Plasmodesmen.

1) Sperrdruck hier und bei den folgenden Zitaten nicht im Original.

Selbst wenn STRASBURGER seine frühere Ansicht (von 1891) nicht widerrufen hätte, wäre es nicht zulässig gewesen, sein Ergebnis als „krassen Widerspruch gegen die Druckstromhypothese" hinzustellen; denn sein früherer Befund war recht unsicher und ist von ihm demgemäß auch keineswegs rückhaltlos behauptet worden[1]); außerdem hat es STRASBURGER auf der gleichen Seite (S. 71) ausdrücklich abgelehnt, die als Teile der Mittellamelle betrachteten Knötchen als ein Hindernis für durchlaufende Flüssigkeitsbewegungen zu betrachten. Vielmehr fordert er diese auch für die Koniferen. Auch seine Abbildungen (33 u. 34, Tafel II) sprechen mehr für durchlaufende Plasmaverbindungen als für seine damalige Deutung.

Auch sonst wird in neueren anatomischen Werken und auch Lehrbüchern[2]), soviel ich sehe, nirgends bezweifelt, daß die Schließhäute der Siebröhren durchbrochen sind, und zwar nicht nur bei den Angiospermen, sondern allgemein. Deshalb ist auch der Vorschlag von MOHL, die Siebröhren HARTIGS in „Gitterzellen" umzubenennen (MOHL hatte die Wanddurchbrechungen noch bezweifelt), allgemein abgelehnt worden. Man spricht heute in der ganzen Welt von Siebplatten, Siebfeldern, Siebporen und Siebröhren und will damit die Durchlöcherung schon durch den Namen hervorheben. SCHUMACHER dürfte mit seiner Ansicht ziemlich allein stehen, abgesehen vielleicht von dem einen oder anderen, der sich durch die Sicherheit, mit der SCHUMACHER seine Behauptung vertritt, beeindrucken ließ, oder der eine kurze Äußerung von mir mißverstanden hat. Ich habe nämlich 1930 auf S. 83 kurz darauf hingewiesen, daß die Siebporen der Nadelhölzer nicht wie bei den Laubhölzern offen, sondern von einer Zellulosemembran durchsetzt seien, was gegenüber den Laubhölzern größere Widerstände und die von mir festgestellten geringeren Strömungsgeschwindigkeiten verursache. Mit dieser kurzen Bemerkung sollte der Unterschied zwischen dem Siebröhrenbau bei den Gymnospermen und den Angiospermen angedeutet sein, der darin besteht, daß die Schließhäute der Siebfelder bei den Angiospermen ganz aufgelöst werden, bei den Koniferen aber erhalten bleiben und nur von den Siebporen durchlöchert sind. Aus irgendeinem Versehen habe ich an dieser Stelle nicht die maßgebende Arbeit von STRASBURGER 1902, sondern die von 1891 zitiert. Wenn also SCHUMACHER dadurch zu seiner Ansicht gekommen sein sollte, wäre ich, wie ich zugebe, an dieser Verwirrung nicht ganz unschuldig.

---

1) S. 65: „ . . . . von einem Knötchen getrennt, in welchem ich gequollene Stellen der primären Schließhaut erblicke". — S. 71: „ . . sind, wie ich annehmen muß, die Knötchen . . . . gequollene Stellen der Schließhaut, so würde sich aus dem Vorhandensein derselben ein Geschlossensein der tätigen Siebröhren ergeben".

2) Mit Ausnahme der 19. und der 20. Auflg. des „Lehrbuches der Botanik für Hochschulen" von 1936 und 1939, wo es S. 45 bzw. 44 von den Siebporen der Gymnospermen und Pteridophyten heißt, daß sie „vielleicht überhaupt gar nicht offen" seien. Als Quellen sind aus der sehr großen Siebröhrenliteratur nur die Arbeiten von SCHMIDT und von SCHUMACHER 1933 angegeben. Da bei SCHMIDT kein Anhalt für diese Darstellung gegeben ist, scheint die Äußerung lediglich durch die irrigen Angaben von SCHUMACHER veranlaßt zu sein.

Bei den Pteridophyten liegt die Sache nicht anders; in der neuesten Arbeit über die Siebröhren der Filicales (Palm 1937) heißt es S. 40: „Die Siebfelderchen sind siebartig von sehr feinen dünnen Kanälen durchbrochen, letztere können verschleimt oder mit Callusbildungen vorübergehend verschlossen werden".

Das Entsprechende ist dagegen geltend zu machen, daß Schumacher (1933, S. 721) die Kontinuität der Plasmaverbindungen auch in den Tüpfeln parenchymatischer Zellen bestreitet oder bezweifelt.

Auch bei überkritischer Einstellung zu den Ergebnissen der schwierigen Plasmodesmenforschung muß man mit Lundegårdh (S. 133) zu dem Schluß kommen, daß kein Grund vorliegt, an der uneingeschränkten Kontinuität des Protoplasmas zu zweifeln. Gilt das schon für das Parenchym mit seinen äußerst feinen Plasmodesmen, so gilt es erst recht für die Siebröhren mit ihren viel gröberen Wanddurchbrechungen. Die Siebröhren sind Beispiele weitgehender Fusionen, „durch welche eine mehr oder weniger vollständige Mischung der Zellinhalte und also ein Aufgeben der Selbständigkeit der einzelnen Protoplasten herbeigeführt wird" (Lundegårdh S. 124). Bei der äußerst skeptischen, wohl überkritischen Einstellung Lundegårdhs zur Siebröhrenfrage kommt diesen Darstellungen besonderes Gewicht zu.

Die Darstellung Schumachers „kann nur auf einem Mißverständnis beruhen und ist unrichtig", um bei den Worten zu bleiben, mit denen Schumacher meine Angaben beurteilt.

2. Vakuolenverbindungen.

Nun zur Frage der durchlaufenden Vakuolen im Siebporenplasma, die Schumacher als entscheidend für die ganze Druckstromtheorie hinstellt. Er bestreitet meine Darstellung (Münch, 1930, S. 60, Fig. 8), wonach die Plasmaverbindungen in den Siebporen röhrenförmig von einer Zentralvakuole durchsetzt sind. Diese Angaben seien unrichtig. Bis jetzt habe noch niemand das Vorhandensein röhrenartiger Plasmodesmen in Wandporen mit Sicherheit feststellen können, ja die Untersuchungen von Schmidt und von Crafts hätten zu einem negativen Resultat geführt. Wie angesichts einer solchen Sachlage die Ausführungen in meinem Buch S. 60 einschließlich der Figur 8 geschrieben werden konnten, sei ihm vollständig unverständlich (Bot. Cbl. 20, S. 264: 1933, S. 721).

Das wird wohl verständlicher werden, wenn wir die einschlägige Literatur betrachten. Ich gebe deshalb aus der Arbeit von Hill (1908) und dem Botanischen Praktikum von Strasburger (5. Auflage 1913,

S. 253) die Abbildungen wieder, die meiner Darstellung zugrunde lagen (s. Abb. 1—3). Es handelt sich also auch hier um die gleichen Anatomen, die auch von SCHUMACHER als maßgebend angeführt werden. HILL bezeichnet seine Darstellung als „typisch für alle Dikotyledonen“[1]).

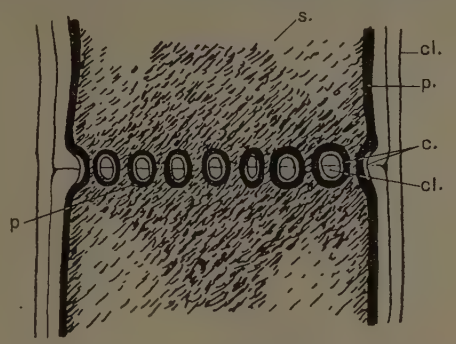


Abb. 1. Fig. 2 von HILL 1908. Die Figurenerklärung von HILL lautet: „Diagrammatic longitudinal section of an active sieve-tube of Vitis, showing the cellulose wall and meshwork of the sieve-plate in section *(cl.)*. The protoplasmatic bag *(p.)* encloses the mucilage or slime *(s.)*: the sieve-plate meshwork is coated with a layer of callus *(c.)*, and this in its turn is separated from the sieve-tube contents by the protoplasm. Cf. the surface view of a similar sieve-plate (Fig. 3).“

Wir sehen hier die Siebporen als mit Kallose ausgekleidete Wanddurchbrechungen, die einen Plasmabelag und in diesem eine Schleimfüllung enthalten. Den Plasmabelag bezeichnet HILL in der Figurenerklärung als „bag“ (= Sack), im Text als „protoplasmatic tubule“ oder „tube“, also Plasmaröhre, STRASBURGER wie ich als Plasmaschlauch. Er schreibt darüber weiter (S. 254): „Der Protoplast schließt einen axialen Schleimstrang (u) ein. Dieser geht durch die Poren der Siebplatten von einem Siebröhrenglied zum anderen. Doch kommen diese Schleimstränge nicht in Berührung mit der Zellwand, sind vielmehr in Plasmazylindern eingeschlossen, die mit ihnen die Öffnungen der Siebporen passieren.“

Auch FISCHER (1886, S. 40) nimmt an, daß das Plasma „die kallose Siebplatte allseitig umspinnt und also auch die Poren auskleidet“.

Wenn es sich also nach der ganz bestimmten und uneingeschränkten

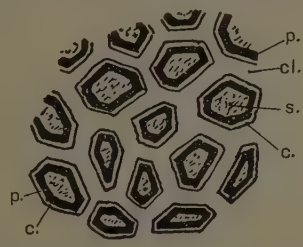


Abb. 2. Fig. 3 von HILL 1908. Die Figurenerklärung von HILL lautet: „Diagrammatic view of a sieve-plate similar to that of Fig. 1, in surface view. The mesh of the plate *(cl.)*, with the pores lined by callus *(c.)*, are shown, through which the slime-strings *(s.)* pass, ensheathed by protoplasm *(p.)*.“

1) Also nicht allein für das „Paradeobjekt“ Cucurbita, das SCHUMACHER 1933, S. 720 nicht als den Prototyp der Siebröhren anerkennt.

Angabe dieser ersten Siebröhrenforscher um einen durchlaufenden Plasmaschlausch in den Siebporen handelt, wird man auch von einer durchlaufenden Vakuole sprechen müssen, wenn auch dieser Ausdruck in diesem Zusammenhang von den beiden Autoren nicht gebraucht wird; denn allgemein wird das, was vom Plasmaschlauch eingehüllt ist, als Vakuole bezeichnet.

Der von SCHUMACHER gegen mich angeführte SCHMIDT, der sich mit HILL eingehend beschäftigt, bestreitet die objektive Richtigkeit der Abbildung von HILL keineswegs. Er bezweifelt lediglich die Auffassung HILLS, daß die innere Füllung des Plasmaschlauches als „Schleim" zu bezeichnen sei. Er betrachtet diese Füllung als Teil des Protoplasmas

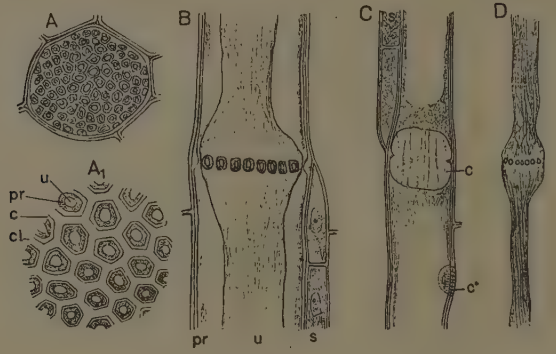


Abb. 3. Fig. 111 in STRASBURGER, Bot. Prakt., 5. Aufl., 1913, S. 253. Die Figurenerklärung von STRASBURGER lautet: „Cucurbita Pepo. Teile von Siebröhren aus Alkoholmaterial. A und A_1 im Querschnitt. B bis D im Längsschnitt. A eine Siebplatte von oben, A_1 ein Teil von dieser, stärker vergrößert und etwas schematisiert. B und C zwei anstoßende Siebröhrenglieder von der Seite. D die verbundenen Inhaltsmassen zweier Siebröhrenglieder nach Schwefelsäure-Behandlung. *s* Geleitzellen, *u* Schleimstrang, *pr* Protoplasmaschlauch, *c* Kallus bzw. Kallusplatte, *c** kleines, seitenständiges Siebfeld mit Kallusplatte, *cl* Siebplatte.

hebt aber wiederholt hervor, daß die Frage sehr schwierig sei. „Es bleibt also nach wie vor die Frage offen, ob die Plasmodesmen hohl sind oder nicht. Ich möchte nach allem, was ich gesehen habe, mich für die massive Natur der Siebröhrenplasmabrücken entscheiden" (SCHMIDT S. 31).

Der Unterschied gegen meine Darstellung besteht also darin, daß die Füllung von SCHMIDT als Teil des Protoplasmas, von STRASBURGER, HILL und mir als Teil des Vakuoleninhaltes aufgefaßt wird. Natürlich habe ich nie angenommen, daß das Röhrchen einen leeren Raum umschließt. „Hohl" und „massiv" ist als „nicht homogen" und „homogen" zu verstehen.

Eine Unterscheidung zwischen Plasmabelag und Vakuolensaft ist überhaupt nur möglich, wenn sich beide voneinander im Lichtbrechungsvermögen oder im Verhalten gegen Farbstoffe deutlich genug unterscheiden, was nach HILL bei seinem Objekt zutrifft. In anderen Fällen mag dieser Unterschied zu gering sein, um bei den kleinen Ausmaßen der Siebporen erkannt zu werden. Deshalb ist man aber nicht berechtigt, die Vakuolennatur der Plasmafüllung rundweg zu bestreiten.

Für die Nadelhölzer gibt STRASBURGER an anderer Stelle an, daß sich die plasmatische Porenfüllung schließlich ganz in Schleim umwandelt. Das gleiche hatte früher auch HILL angenommen, jedoch nur für Pinus und nicht ohne Vorbehalt: „They appear rather to be of the nature of strings of mucus or slime". Mikroskopisch wird diese Frage bei den Nadelhölzern wegen der besonderen Kleinheit der Ausmaße mit Sicherheit nicht aufgeklärt werden können. Wenn SCHUMACHER wegen dieser Schwierigkeit die Plasmaverbindung positiv bestreitet, so setzt er sich damit methodisch in Gegensatz zur ganzen Naturforschung. Allgemein werden die Gesetzmäßigkeiten mit Recht vor allem an den Objekten festgestellt, die der Untersuchung am leichtesten zugänglich sind, und dann auf die schwierigeren Objekte übertragen, solange nicht Gründe dafür sprechen, daß die schwierigeren Objekte Ausnahmen bilden. Solche Gründe liegen hier nicht vor, wie wir noch bei der Frage des Saftausflusses aus verletzten Siebröhren zeigen werden.

Über die Natur und Herkunft der strittigen Schleimfüllung des Plasmaröhrchens kann meines Erachtens kaum ein Zweifel sein. Wie von FISCHER (1886) nachgewiesen und seitdem auch allmählich allgemein anerkannt wurde, ganz besonders deutlich aber beim Anzapfen der Siebröhren zutage tritt, ist der Saft in der unversehrten Siebröhre in den meisten Fällen keineswegs schleimig, sondern fast immer dünnflüssig und klar. Wenn Schleim vorhanden ist, so ist er nach FISCHER in Tropfen an den plasmatischen Wandbelag gebunden, wo er die Strömung nicht stört. Erst wenn beim Zapfversuch (vgl. den folgenden Abschnitt) oder auch bei der Präparation die Siebröhren geöffnet werden, tritt das bekannte Bild des Schleimkopfes und der Verstopfung der Siebporen auf. Durch den plötzlich auftretenden abnorm hohen Druckunterschied werden schleimige oder gerinnungsfähige Stoffe gegen die Siebwand und in die Siebporen hineingestoßen. Die fragliche Schleimfüllung der Siebporen entsteht also erst durch die Verletzung als Wundverschluß[1]).

1) Das gilt auch für die Darstellung von CRAFTS (1939), auf den sich SCHUMACHER ebenfalls beruft. Bei seinen Abbildungen auf S. 174 sind die Siebporen

Es ist hier genau wie beim Blutaustritt aus Wunden bei tierischen Blutbahnen, wo das gerinnende Fibrin die Blutbahnen an der Wundstelle verstopft. Zacharias (zit. nach Schmidt) bezeichnet den Schleim bei Cucurbita geradezu als Fibrin oder zu den Fibrinen gehörig. Gerinnende Massen sind auch in anderen Siebröhrensäften zu finden. Beim abgezapften Siebröhrensaft von Bäumen beobachtete ich (1930, S. 132) in dem aufgefangenen, anfangs klaren Siebröhrensaft flockige Niederschläge, die von der Oberfläche der Flüssigkeit ausgehen, also erst nachträglich durch Oxydation entstehen.

Beseitigt man die Verstopfung durch Erneuerung der Schnittwunde, so erfolgt neuer Saftfluß, bei Cucurbita und anderen Arten nach Crafts (1936) beliebig lange Zeit und aus weiten Strecken der Siebröhren, bei den Bäumen nach meinen Versuchen ebenfalls, wenn man mit dem zweiten Schnitt wartet, bis sich die entspannten Siebröhren wieder aufgefüllt haben.

Die Schleimfüllung in den Siebporen ist also eine Folge der Verletzung und beweist nichts gegen die Durchlässigkeit der Poren für Saftströmungen in der intakten Siebröhre, ja sie ist eher ein Beweis für die Durchlässigkeit im unverletzten Zustand.

Soviel, um zu zeigen, daß meine von Schumacher angefochtene Darstellung wohl begründet ist und mit den maßgebenden, auch von Schumacher anerkannten anatomischen Arbeiten in Einklang steht, während Schumacher eine unzutreffende Vorstellung des Sachverhaltes, jedenfalls der Literatur, zu haben scheint.

Wenn Schumacher die geringe Weite der Siebporen und Plasmaverbindungen als Hindernis gegen Saftströmungen betrachtet, so ist dagegen geltend zu machen, daß das Präparat auch in dieser Hinsicht in der Regel nicht dem Bild im lebenden Zustand entsprechen kann, auch abgesehen davon, daß nach den später zu besprechenden hydrodynamischen Erwägungen auch feinste, kaum noch sichtbare Poren ausreichende Strömungen nicht unmöglich machen. Wenn bei der Abtrennung des Objektes von der Pflanze der Siebröhrensaft ausläuft, und damit der Turgor aufhört, wird sich das Plasmaröhrchen, das vorher durch den Turgor auseinandergehalten war, verengern, so daß das Lumen verschwindet oder wenigstens unsichtbar wird. Besonders stark dürfte der weiche, gallertartige Belag von Kallose, der alle Sieb-

mit Schleim verstopft, der zum Teil auch blasenförmig durch die Poren tritt. Solche Bilder sind Kunstprodukte und auf die Nähe der Schnittstelle beschränkt. Über die Form der Plasmaverbindungen sagen seine Abbildungen nichts aus, weil bei ihnen überhaupt kein Plasma zu unterscheiden ist.

poren auskleidet, durch den Turgor zusammengedrückt werden mit dem Erfolg, daß die Plasmaverbindungen im lebenden Zustand dicker sind als im Präparat. Dazu kommt, was ich früher schon für die Parenchymplasmodesmen geltend machte, daß die Plasmaverbindungen im Präparat meist dünner und länger erscheinen müssen, als sie in der Natur sind. Um sie sichtbar zu machen, werden die Präparate meist mit Chemikalien behandelt, die die Zellwände aufhellen und zum Aufquellen bringen. Dadurch werden die Plasmaverbindungen zusammengedrückt und außerdem in die Länge gezogen, wodurch sie wie eine ausgezogene Glaskapillare entsprechend dünner werden.

3. Mögliche Formen der Plasmaverbindungen.

Es ist mir keineswegs entgangen, daß wegen solcher Schwierigkeiten die natürliche Form der Plasmaverbindungen in den Siebporen nicht durchaus sicher ist. Wenn ich andere Möglichkeiten als die einfache Röhrchenform für die Plasmodesmen der Siebporen nicht erörtert habe, so geschah es deshalb, weil ich nicht veranlaßt war, die übereinstimmenden Ergebnisse der besten Siebröhrenarbeiten und die Angaben der allgemein anerkannten Lehrbücher auf Grund unzulänglicher Einwände eines einzelnen Autors zu bezweifeln, sodann auch deshalb, weil der Frage keineswegs die entscheidende Bedeutung zukommt, die ihr SCHUMACHER zuschreibt. Denn das Wesentliche der Theorie, die Druckströmung von Lösungen, ist von solchen Teilfragen der anatomischen Struktur unabhängig. Ich habe das wiederholt ausdrücklich hervorgehoben, so 1930 S. 68:

„Wenn wir nach alledem die Durchlässigkeit zwischen benachbarten Zellen auf die Plasmodesmen zurückführen und diese Organe als die ausschließlichen Wanderungswege der organischen Bildungsstoffe innerhalb des lebenden Parenchyms betrachten können, so dürfen wir diese Vorstellung doch nicht als wesentlichen Teil unserer Theorie ansehen. Wenn die Plasmodesmen undurchlässig wären, und die Durchlässigkeit der Trennungswände zwischen benachbarten Zellen auf irgendeine andere Weise zustande kommen könnte, so würde das an dem Grundzug der Theorie nichts ändern. Auch dann würde die Stoffbewegung in Form einer Saftströmung vor sich gehen."

Was hier in erster Linie für das Parenchym gesagt ist, gilt selbstverständlich auch für die Siebröhren.

Ich habe also meine Theorie nicht von der Anatomie der Siebröhren abhängig gemacht. Die Druckströmung setzt keineswegs offene Vakuolenverbindungen voraus, sondern ergibt sich mit Notwendigkeit bei jeder anderen Weise des Stoffübertritts, wenn dieser das osmotische Gleichgewicht verschiebt. Ich habe das in meinem Buch ausführlich und oft genug auseinandergesetzt.

Auch aus den folgenden Gründen ergibt sich, daß der Feinbau der Siebporen für die Frage der Druckströmung nicht von entscheidender Bedeutung ist.

Es sind in den hier maßgebenden Beziehungen die in Abb. 4 dargestellten 3 Formen von Plasmaverbindungen möglich, wobei besonders die Anordnung der Plasmahäute zu beachten ist, da diese über die Durchlässigkeit in erster Linie entscheiden.

Abb. 4b entspricht meiner Darstellung (1930, S. 60, Abb. 8) und in ihrer Anordnung des Plasmabelages auch der von HILL, STRASBURGER und FISCHER. Ob auch die Anordnung der Plasmahäute der Ansicht dieser Forscher entspricht, ist nicht ganz sicher, weil beide von Plasmahäuten und Vakuolen nicht sprechen. Ist der von „Schleim" erfüllte Raum des „Plasmaschlauches" (nach STRASBURGER) oder „Plasmaröhr-

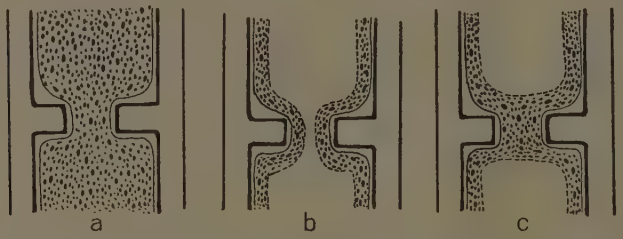


Abb. 4. Die drei Möglichkeiten der Verteilung des Cytoplasmas und der Vakuole in Siebröhren und Siebporen.

chens" (nach HILL) eine echte Vakuole mit einem Tonoplasten, so ist die Übereinstimmunng seiner Darstellung mit der meinigen vollständig, gehört der „Schleim" zum Plasma selbst, so entspricht die Abbildung von HILL unserem Schema Abb. 4a.

Abb. 4c ist die Form, die SCHUMACHER als selbstverständlich anzunehmen scheint. Ich habe (1930, S. 61) diese Form für Parenchymplasmodesmen angenommen, weil sich nur damit erklärt, daß benachbarte Parenchymzellen in ihren Vakuolen oft ganz verschiedene Inhaltsstoffe, wie gelöste Farbstoffe, führen und überhaupt ganz verschiedenen Zwecken dienen. Für Siebröhren kommen derartige Unterschiede nicht in Frage, ihr Inhalt ist notorisch in allen ihren Gliedern gleich.

Schema 4a trifft zu für den Fall, daß keine echte Vakuole und somit kein semipermeabler Tonoplast vorhanden ist, also in ganz jungen, noch nicht vakuolisierten Zellen und auch in fertigen Siebröhren, wenn es zutrifft, daß der Tonoplast bei der Reife der Siebröhren seine Semipermeabilität verliert oder völlig verschwindet, wie es besonders CRAFTS

(1933, S. 83) darstellt. Tatsächlich ist, wenigstens bei manchen Baumarten, auch bei Cucurbita, in reifen lebenden Siebröhren eine scharfe Trennung von Plasmaschlauch und Vakuole nicht zu erkennen, vielmehr erscheint der ganze Siebröhreninhalt als eine fast gleichmäßige Flüssigkeit. Doch kommt ROUSCHAL (1941, S. 154) zur Ansicht, daß das Fehlen des Tonoplasten „nicht im mindesten belegt" sei, was angesichts vieler entgegenstehender Angaben wohl zu weit geht. Die Schwierigkeit liegt besonders darin, daß die Kambiumzelle, aus der die Siebröhre hervorgeht, in ihrer Jugend wohl stets eine richtige, mit Tonoplast vom Plasmakörper abgegrenzte Vakuole besitzt, die erst bei der Reife undeutlich wird oder verschwindet, wobei es aber im Einzelfall schwer festzustellen ist, wann das kambiale Jugendstadium aufhört und die Reife und die Leitfunktion der Siebröhre eintritt.

Sehr wahrscheinlich haben wir den gleichen Fall auch bei den Milchröhren vor uns. Hierüber schreibt SPERLICH (S. 140):

„Eine scharfe Scheidung zwischen dem wandständigen Protoplasma und einer zellsaftführenden Zentralvakuole läßt sich heute nicht durchführen". „Die Auffassung des Milchsaftes jedoch als eigentlicher Zellsaft, d. h. als Inhalt einer scharf umgrenzten Zentralvakuole, kann auch durch die feinste mikroskopische Analyse aus verletzten Röhren ausfließender Milchtropfen nicht gestützt werden".

Daß bei Druckunterschieden eine Druckströmung auftreten muß, ist in den Fällen a und b ohne weiteres klar. Im Fall b strömt vor allem der Vakuoleninhalt, im Fall a das Plasma selbst.

Aber auch im Fall c ist eine Druckströmung des Vakuolensaftes keineswegs ausgeschlossen. Bei genügender Druckdifferenz wird sich der Siebröhrensaft in und durch die Pore drängen und die Plasmafüllung an die Wand drücken, so daß genau die Form b zustande kommt. Dieser Vorgang ist im wesentlichen verwirklicht bei Pilzfäden, wenn sich, wie weiter unten gezeigt ist, ganze Vakuolen einschließlich ihres Tonoplasten und Zellsaftes durch enge, kaum 1 μ weite Querwandporen schieben.

Der Fall liegt grundsätzlich nicht anders, als wenn man Wasser durch ein Papierfilter filtriert, das mit einer wasserabstoßenden Flüssigkeit, z. B. Paraffinöl oder fettem Öl, getränkt ist. Auch bei ganz geringem Druck verdrängt das Wasser das Öl aus den Poren und läuft rasch durch.

Es kann sich also höchstens um die quantitative Teilfrage handeln, ob im Einzelfall der Druck ausreicht, um die entgegenstehenden Hindernisse, besonders die Oberflächenkräfte, zu überwinden.

Aber auch das Cytoplasma selbst wird in der Richtung des Druckabfalls strömen, nicht nur im Falle a, sondern auch in den Fällen b und c. Es ist immer daran festzuhalten, daß das Cytoplasma eine

Flüssigkeit ist, eine Tatsache, die z. B. Küster (S. 73) seinen Ausführungen über die Natur des Protoplasmas in Sperrdruck vorausschickt.

Hierüber können uns die Strömungen in Pilzfäden, wie sie von Buller auf Grund früherer und eigener Untersuchungen eingehend beschrieben und später von Jahn noch weiter erforscht wurden, lehrreichen Aufschluß geben. Hier haben wir unzweifelhafte Druckströmungen im Sinne meiner Theorie vor Augen, und zwar so, wie ich sie für Parenchym gefordert habe (Schema Abb. 4 c), als Strömung des Cytoplasmas. Die Strömung folgt durchaus dem Druckgefälle, das entweder durch örtlichen Stoffverbrauch und Wasseraustritt gegeben ist oder durch örtliche Einwirkung von osmotischen Saugkräften oder Verdunstung künstlich hergestellt werden kann. Die Weite der Querwandporen beträgt (nach Buller S. 143 u. a.) zum Teil nur 1 μ und selbst noch weniger, ist also von der Größe der Siebporen vieler Laubhölzer oder noch kleiner. Die Geschwindigkeit beträgt bei verschiedenen Pilzen nach Buller (S. 109) zwischen 6,0—19,8 cm/h, nach Jahn sogar bis zu 250 μ/sec, also 90 cm/h, und erreicht oder übertrifft damit die mittlere Geschwindigkeit des Siebröhrensaftes (und auch des aufsteigenden Saftstromes) bei Nadelhölzern, die etwa 20 cm/h beträgt. Diese Geschwindigkeiten gelten für die Lumina der Pilzfäden; innerhalb der Wandporen müssen sie wegen der sehr starken Einengung des Strömungsweges noch sehr viel, bis 100mal, höher sein, wenn es richtig ist, daß die gesamte Strömung beim Durchtritt durch eine Querwand durch den zentralen Wandporus erfolgt. (Streng genommen ist das nur für die mitgeführten sichtbaren Plasmakörnchen, nicht aber für die Hauptmasse der Flüssigkeit festzustellen. Diese könnte wohl auch durch submikroskopische Poren in den Querwänden strömen, und zwar, wie wir zeigen werden, bei sehr geringer Dicke der Querwand ohne erheblichen Reibungswiderstand und Geschwindigkeitsverlust.)

Besonders lehrreich ist bei den Plasmaströmungen in Pilzfäden das Verhalten der Vakuolen, die zuerst als kugelige Bläschen im Cytoplasma auftreten und später oft zu einer Zentralvakuole zusammenfließen. Sie bieten der Strömung keineswegs ein Strömungshindernis, wie es sich Schumacher von den Tonoplasten in vakuolisierten Siebröhren erwartet, vielmehr werden sie, wenn nötig, einfach durch den Porus durchgequetscht, wobei sie oft in Teilstücke zerdrückt werden. In solchen Fällen, wie sie schon oben bei Fall c kurz beschrieben wurden, unterliegt also sowohl das Plasma als auch der Vakuolensaft der Druckströmung. In der Regel werden die Vakuolen allerdings von der Plasmaströmung umgangen, ohne sich selbst zu bewegen.

Wir werden auf diese Frage der Durchlässigkeit der Siebporen für Druckströmungen in Folgendem noch zurückkommen, um zu zeigen, daß von anatomischer Seite kein Hindernis dagegen besteht, die auf anderem Wege nachgewiesene Durchlässigkeit der Siebporen für Flüssigkeiten verständlich zu machen.

Soviel ist aber jetzt schon ersichtlich, daß SCHUMACHER im Irrtum ist, wenn er (1933, S. 720) behauptet, die Annahme durchlaufender Vakuolen sei unbedingte Voraussetzung für die Druckstromlehre. Gerade bei den erwähnten, unzweifelhaften typischen Druckströmungen, den Plasmaströmungen in Pilzfäden und den Strömungen des Milchsaftes, gibt es keine durchlaufenden Vakuolenverbindungen!

Das Gegenteil der Behauptung SCHUMACHERS ist richtig. Es würde der Druckstromlehre nur zugute kommen, wenn es sich bestätigen ließe, daß die tätigen Siebröhren überhaupt, auch außerhalb der Siebporen, keine echten Vakuolen mit semipermeablen Tonoplasten enthielten, sondern nach Schema a gebaut wären (vgl. die gleichsinnigen Bemerkungen von ROUSCHAL 1941, S. 154). Dann wäre eine Schwierigkeit beseitigt, die ich in meinem Buch S. 61 u. a. erörtert habe. Ich habe dort dargelegt, daß die Assimilate innerhalb des Protoplasmas selbst, nämlich in den Chromatophoren entstehen und, um in die Vakuole zu gelangen, den Tonoplasten passieren müssen, der sich doch nach allen Erfahrungen gegen den Durchtritt gerade der wichtigsten Assimilate, der Zuckerarten, außerordentlich undurchlässig verhält. Dieser Widerspruch bedeutet offenbar eine Schwäche, nicht etwa meiner Theorie im besonderen, sondern der Zellphysiologie überhaupt und für das Verständnis der Stoffbewegungen nicht allein in den Siebröhren, sondern auch in allen anderen lebenden Zellen. Es bleibt ungeklärt, wie die Inhaltstoffe der Vakuole in diese hinein und später, bei der Verwendung, auch wieder herausgelangen. Man kann doch nicht annehmen, daß die bedeutenden Mengen von Zucker u. a. im Zellsaft nur als Sekret abgelagert seien.

Ich hatte angenommen, daß sich der Übertritt aus dem Plasma der Parenchymzellen in die Siebröhrenvakuolen in den Geleitzellen vollzieht, deren Plasma auf irgend eine Weise doch den Durchtritt ermögliche. Diese Schwierigkeit würde wegfallen, wenn ein semipermeabler Tonoplast in der reifen, tätigen Siebröhre überhaupt nicht vorhanden wäre, wie es in ganz jugendlichen Zellen und im Schema a der Fall ist. In diesem Fall bestände der strömende Siebröhrensaft ganz aus dem dünnflüssigen Binnenplasma und könnte, ohne irgend eine semipermeable Plasmahaut zu passieren, überallhin in die Pflanze gelangen.

Es kann also keine Rede davon sein, daß die Druckstromtheorie durch anatomische Tatsachen widerlegt wäre. Wenn ich meiner Theorie etwas hinzuzusetzen habe, so kann es sich höchstens um anatomische Einzelheiten in der Frage der Durchlässigkeit der Siebporen handeln. Besonders ist noch die Möglichkeit zu prüfen, daß der bewegte Siebröhrensaft nicht als Vakuolensaft, sondern als flüssiges Plasma ohne Umhüllung durch einen Tonoplasten aufzufassen ist, das das ganze Lumen der Siebröhren einschließlich der Siebporen erfüllt und somit ohne Störung durch semipermeable Plasmahäute überallhin gelangen kann.

Die endgültige Entscheidung über diese Teilfrage muß zurückgestellt werden, bis die noch schwebende Tonoplastenfrage für die tätigen Siebröhren weiter geklärt ist[1]).

II. Physiologische Untersuchungen.

1. Der Zapfversuch.

a) Bisheriger Stand.

Wie schon erwähnt, habe ich die Druckstromtheorie keineswegs allein oder auch nur in erster Linie auf den anatomischen Bau der Leitungsorgane gegründet. Viel wichtiger waren mir die Erscheinungen des Ausfließens und Strömens des Siebröhrensaftes, wenn die Siebröhren durch einen Querschnitt geöffnet und damit „angezapft" werden. Bei Bäumen strömen dann klare Tropfen hochprozentiger Zuckerlösung aus, bis die Siebröhren entspannt sind. Diese Entspannung pflanzt sich wellenartig nach oben und unten mit einer Geschwindigkeit von meist 10 bis 20 cm in der Sekunde fort, so daß ein bald darauf angebrachter zweiter Schnitt keinen Saftfluß ergibt. Die Entspannung und somit auch die Saftströmung war oft auf weite Strecken nachweisbar, bei Roteiche auf jede geprüfte Entfernung bis 6 m und auch hier noch so deutlich, daß eine noch weiter reichende Wirkung sicher anzunehmen ist.

Die unmittelbare Ursache dieser Saftbewegung ist zweifellos das Druckgefälle, das infolge des Saftaustrittes aus den durch den Turgordruck gespannten Siebröhren entsteht[2]). Ich schloß daraus, daß auch

1) Ich gebe zu, daß die Kritik SCHUMACHERS in diesem Punkt trotz ihrer Mängel auch ihr Gutes gehabt hat, indem sie mich und vielleicht auch andere veranlaßte, die Möglichkeiten der Anordnung des Plasmas in den Siebröhren noch einmal zu überprüfen und auf die noch offenen Fragen hinzuweisen.

2) FREY-WYSSLING (1933, S. 282) schließt daraus: „der Saftfluß ist lokaler Natur, und es lassen sich keine Rückschlüsse auf Saftströmungen über größere Abstände in diesen Siebröhren ziehen!" FREY-WYSSLING scheint dabei meinen un-

in der unversehrten Siebröhre eine Saftströmung erfolgen muß, wenn infolge der einseitigen Erzeugung und des anderseitigen Verbrauches osmotisch wirksamer Stoffe eine Turgordifferenz auftritt.

Wenn ich damit einen unzulässigen Schluß auf Grund einer unzureichenden Hypothese getan hätte, wie es SCHUMACHER darstellt, so hätte ich wenigstens den Trost, dabei in guter Gesellschaft zu sein. Den Klassikern der Pflanzenphysiologie und -anatomie, darunter NÄGELI, SACHS, HABERLANDT und STRASBURGER, denen man doch bestimmt nicht Unkenntnis im Feinbau der Siebröhren vorwerfen kann, genügte zu dem gleichen Schluß schon die bloße Tatsache, daß erhebliche Mengen von Saft ausfließen, obwohl ihnen nur die spärlichen älteren Beobachtungen an Cucurbita zur Verfügung standen. Sogar SACHS, dessen Abneigung gegen die mechanische Auffassung der Stoffbewegungen bekannt ist, muß bekennen: „Es ist gar kein Zweifel, daß durch diese wenn auch äußerst feinen Öffnungen (die Siebporen) beträchtliche Quantitäten des Schleimes hindurchgepreßt werden können“ und übernimmt die mechanische Theorie NÄGELIS als notwendige Ergänzung seiner Diffusionslehre. Dabei mußte SACHS wie auch NÄGELI und alle anderen vor A. FISCHER noch damit rechnen, daß der Siebröhrensaft zähschleimig und dazu in Form von Schleimköpfen in den Siebplatten verdichtet sei, was die Druckströmung erschweren müßte. Als dann A. FISCHER die dünnflüssige Natur des Siebröhrensaftes, auch innerhalb der Siebporen, nachgewiesen hatte, war die Berechtigung der Druckstromlehre noch weiter gefestigt, und die von mir wiederentdeckten und weiter ausgedehnten Beobachtungen Th. HARTIGS über die Beweglichkeit des Siebröhrensaftes bei Bäumen brachten ihr noch weitere Stützen, die auch durch alle neueren Beobachtungen von DIXON, PFEIFFER, CRAFTS, HUBER und Mitarbeitern nur noch verstärkt wurden.

Nur SCHUMACHER bestreitet die Beweiskraft des Zapfversuches, und zwar aus 2 Gründen.

1. Weil der Zapfversuch nicht bei allen Bäumen gelingt (ich hatte bei manchen Baumarten keinen Saftfluß erhalten, bei Nadelhölzern nur unter bestimmten, nicht ganz geklärten Bedingungen (s. MÜNCH 1930, S. 125).

2. Weil der Ausfluß beim Anschneiden nur „pathologisch“ sei und auf Veränderungen beruhe, die in der Natur nicht vorkämen.

3. Die beim Anschneiden austretenden Säfte entsprächen nicht dem natürlichen Zellsaft, vielmehr sei „mit Bestimmtheit anzunehmen,

mittelbaren Nachweis des Nachströmens auf meterlange Entfernungen übersehen zu haben.

daß sie durch aus dem Plasma austretende Stoffe verändert sind, und nicht den Verhältnissen des natürlichen und unverletzten Zustandes entsprechen" (SCHUMACHER 1933, S. 698). Auf diese Einwände ist folgendes zu erwidern:

b) Allgemeines Vorkommen des Saftaustrittes.

Hierzu schreibt SCHUMACHER: „Zwei Drittel der Waldbäume bestehen aus Koniferen, die weder jemals einen Saftfluß aus Siebröhren aufweisen, noch eine Vakuolenkommunikation besitzen."

Diese Behauptung, die Nadelhölzer wiesen niemals Saftfluß auf, hatte nur kurzen Bestand. 1939 zeigte CRAFTS (s. auch ABBÉ u. CRAFTS 1939 S. 718), daß man auch bei Koniferen sichtbaren Ausfluß von süßem Zuckersaft[1]) erhält, wenn man den Schnitt so anbringt, daß der austretende Saft nicht vom Holz oder der toten Rinde aufgesogen wird.

Aber auch ohne diese tatsächliche Widerlegung wären die Einwände SCHUMACHERS unzulässig gewesen.

Ich habe etwa 3 Dutzend Baumarten geprüft und bei 24 Spezies Saftfluß erhalten. DIXON und GIBBON haben Ausfluß von Bastsaft beobachtet bei 40—50 Spezies von Bäumen und einigen krautigen Pflanzenarten.

Das ist ein sehr reichliches Material, das sehr wohl einen allgemeinen Schluß auf die Beweglichkeit des Saftes und die Größe der Strömungswiderstände zuläßt, besonders wenn man auf die Gründe eingeht, die den Saftaustritt in dem einen Fall ermöglichen und in anderen Fällen ausschließen oder der Beobachtung entziehen.

Diese Gründe sind naheliegend und mannigfaltig. In Frage kommen: Unterschiede in der Gerinnungsfähigkeit des Saftes, in der Dehnbarkeit der Siebröhrenwände (denn der momentane Ausfluß beruht zunächst auf elastischer Kontraktion der Siebröhrenwand), ferner auch Unterschiede im Fassungsraum (Zahl und Weite) der Siebröhren, in der Stärke der Assimilation, in der Viskosität des Saftes und wohl noch anderem.

In den meisten Fällen dürfte das Ausbleiben sichtbarer Saftmengen daher rühren, daß die Siebporen sich beim Anschnitt zu rasch verstopfen, so daß für den Austritt sichtbarer Tropfen keine Zeit bleibt. Zwischen diesen und den Fällen reichlichen Saftflusses gibt es alle Übergänge, nicht nur nach Pflanzenarten, sondern auch nach Jahres- und Tageszeit

1) Bei der erwähnten Sitzung in Berlin im Oktober 1941 berichtete HUBER das gleiche auch von *Taxus*. Es handelt sich also nicht nur um Schlieren, die aus Zweigwunden in Wasser auftreten und nicht streng beweisend sind.

und Baumindividuen. Wer in dem gelegentlichen Ausbleiben des Saftflusses überhaupt einen Gegenbeweis gegen das Bestehen einer Saftströmung sieht, müßte folgerichtig behaupten, daß die Stoffbewegung je nach diesen Umständen nach anderen Gesetzen geschieht, bei der Eiche anders als bei der Mehlbeere, bei großen Bäumen anders als bei kleinen, im Frühjahr anders als im Sommer usw.

Auch bei Tieren ist die Reichlichkeit des Ausflusses von Blut aus Wunden und die Geschwindigkeit des Wundverschlusses durch gerinnendes Fibrin nach Tierart und Umständen verschieden, ohne daß man daraus einen Beweis gegen die Tatsache des Blutkreislaufes ableiten könnte.

Negative Versuche beim Zapfversuch, das Ausbleiben des Saftflusses aus Verletzungen in gewissen Fällen, wären also, selbst wenn sie sicher nachgewiesen wären, kein Grund, den positiven Versuchsergebnissen Allgemeingültigkeit abzusprechen. Namentlich besteht kein Grund, zwischen Dikotylen und Koniferen einen grundsätzlichen Unterschied in der Durchlässigkeit der Siebporen zu machen.

c) Der Einwand pathologischer Durchstoßung.

Ebenso unhaltbar ist der zweite Einwand Schumachers (1933, S. 722), daß der Saftfluß nur „pathologisch" sei. Es sei „durchaus denkbar, daß gerade bei den großen Poren, die kein genügendes Widerlager bilden, die zarte Plasmalamelle durch den jetzt einsetzenden einseitigen Druck durchstoßen wird."

Was dabei mit der zarten Plasmalamelle gemeint ist, ist nicht ganz klar; wahrscheinlich ist darunter die Plasmafüllung der Siebporen zu verstehen. Es wird sich dabei um den vorhin betrachteten hypothetischen Vorgang handeln, wenn durch den einseitigen Druck des Vakuolensaftes das Plasma aus der Pore verdrängt wird, so daß aus der Form Abb. 4c die Form 4b entsteht.

Hier ist nicht einzusehen, warum eine solche Durchstoßung nur als pathologischer Vorgang und nur bei starker Verletzung der Siebröhren vorkommen soll. Schumacher nimmt offenbar als selbstverständlich an, daß der Widerstand der Plasmafüllung gegen Durchstoßung so groß sei, daß er bei den regelmäßigen Druckdifferenzen in der unverletzten lebenden Pflanze nicht überwunden werden kann.

Diese Annahme ist aber ganz willkürlich und unbegründet, solange über die Größe der Oberflächenspannungen an den Grenzflächen zwischen Plasmaschlauch und Vakuole in oder an den Siebporen nichts Genaueres bekannt ist. Eine Klärung dieser Teilfrage ist gewiß zu

wünschen, sie ist aber nicht Voraussetzung für die Druckstromlehre, denn der Beweis genügender Durchlässigkeit der Siebporen für Druckströmungen wird schon durch den Zapfversuch geliefert. Er ergibt nämlich, daß der Siebröhrensaft nicht nur bei der scharfen Druckdifferenz in der Nähe des Wundrandes, sondern auch schon bei sehr geringen Druckdifferenzen durch die Poren tritt.

Der Turgordruck in den Siebröhren ist höchstens gleich dem osmotischen Druck, in der Regel aber erheblich geringer. Bei unserem Versuchsbaum, der Roteiche, beträgt der osmotische Druck des Siebröhrensaftes im Stamm nach vielen Bestimmungen von PFEIFFER, HUBER u. a., meist zwischen 10 und 20 atm. Nehmen wir als Wanddruck (oder Turgordruck) beispielsweise 10 atm, so ergibt sich folgendes:

Durch den Saftaustritt beim Anschneiden der Siebröhre sinkt der Überdruck in der Siebröhre am Wundrand auf 0, in einer Entfernung von 6 m bleibt der Druck zunächst noch auf 10 atm. Zwischen beiden Stellen stellt sich durch die Strömung ein gleichmäßiges Druckgefälle her, das im Gleichgewichtszustand 10:6 = 1,67 atm/m beträgt. Dieses Gefälle genügt also, um den Siebröhrensaft in Bewegung zu setzen, also auch, nach der Annahme SCHUMACHERS, die Plasmafüllung in den Siebröhren zu durchstoßen.

Das osmotische Druckgefälle im unversehrten Baum und damit annähernd auch das Turgorgefälle beträgt nach den genannten Arbeiten bei der Roteiche meist 0,1—1 atm/m, nach DIXON bei Fraxinus sogar 2,8—8,9 atm/m, was allerdings nur als seltene Ausnahme vorkommen kann und hier außer Acht bleiben soll. Jedenfalls aber liegt das normale Turgorgefälle in der gleichen Größenordnung wie das hier für den Zapfversuch berechnete von 1,67 atm/m. Das bedeutet aber, daß in der unverletzten Pflanze annähernd die gleiche Strömung erfolgen muß, wie sie im Zapfversuch in größerer Entfernung vom Wundrand tatsächlich stattfindet.

Das Druckgefälle von 1,67 atm/m verteilt sich auf sehr viele Siebröhrenglieder, bei der Roteiche, deren Siebröhrenglieder 1/3 mm lang sind, auf 3000. Auf die einzelne Siebplatte entfällt also eine beiderseitige Druckdifferenz von 1,67 : 3000 = 0,00056 atm, gleich 5,6 mm Wasserdruck. Das ist aber ein Höchstbetrag, denn ein Teil des Druckgefälls wird bei regelmäßiger Strömung schon durch den Reibungswiderstand an den Längswänden der Siebröhre verbraucht. Der Widerstand der Poren kann also nur ganz gering sein, wenn er im Versuch schon durch ein paar mm Wasserdruck überwunden wird.

Es genügt also schon eine sehr geringe Druckdifferenz, um die Plasmafüllung der Siebporen zu durchstoßen, wenn bei der Strömung eine solche Durchstoßung überhaupt nötig ist, was aber, wie gesagt, noch keineswegs bewiesen oder auch nur sehr wahrscheinlich ist.

Auch eine ganz überschlägige Erwägung, wie sie mir bei meinen Zapfversuchen vorgeschwebt hat, ergibt, daß mit der Entfernung von der Schnittstelle das durch den Ausfluß entstehende Druckgefälle sich dem Druckgefälle, wie es in der normal funktionierenden Siebröhre herrscht, annähern muß, so daß die in großer Entfernung von der Schnittstelle auftretenden Strömungen sehr wohl einen Schluß auf die normalen Strömungen zulassen.

d) Veränderung des Saftes infolge Verletzung.

Auf den dritten Einwand SCHUMACHERS gegen den Zapfversuch, daß der ausfließende Saft durch Stoffe aus dem Plasma verunreinigt sei, also nicht den wahren Zellsaft darstelle, brauche ich nicht näher einzugehen. Er ist schon von HUBER widerlegt mit dem Hinweis, daß in der einen Sekunde des Ausflusses keine erhebliche Änderung der Saftzusammensetzung eingetreten sein könne. Außerdem ist die Annahme von SCHUMACHER auf Voraussetzungen gegründet, die zum mindesten sehr unsicher sind. SCHUMACHER nimmt an, daß bei seinen Versuchen mit Fluorescein der Farbstoff im Plasma wandere und von dort in die Vakuole übertrete, während die Beobachtungen ROUSCHALS (1941) den umgekehrten Weg, nämlich Wanderung in der Vakuole und von da Übertritt in das Plasma durch Absorption ergaben.

2. Strömungswiderstände enger Poren.

a) Einleitung.

Nun bezeichnet es aber SCHUMACHER (1933, S. 724) als „ganz unmöglich, die Voraussetzungen, die auch MÜNCH für die langsamen Bewegungen in Parenchymen entwickelt, nun vielleicht auch auf das Plasma der Siebröhren zu übertragen."

Eine Begründung dieser Behauptung läßt er vermissen. Jedenfalls ist er dazu hauptsächlich durch seine unzutreffenden Vorstellungen vom Bau der Siebporen gekommen. Nachdem sein Irrtum aber soweit berichtigt ist, bleibt im wesentlichen nur der Einwand, daß die Plasmaverbindungen in den Siebporen zu eng seien, um einen Saftdurchtritt mit der erforderlichen Geschwindigkeit zu ermöglichen. Zu dieser Frage hat SCHUMACHER (1933) nichts ins Feld zu führen als die oberflächliche Überlegung, daß die Siebporen „häufig, ja wahrscheinlich in der Mehrzahl der Fälle von so außerordentlicher Feinheit seien, daß sie bei mittlerer Vergrößerung eben als zarte Striche in der Wand erkennbar sind". Ähnliche Einwände wurden schon von anderen Physio-

logen geäußert, die nur wegen der Enge der Poren an der Möglichkeit ausreichender Saftströmungen zweifeln.

Derartige, nur gefühlsmäßige Einwände bedeuten nur einen Rückschritt. Nach meinen quantitativen Studien über die Leistungsfähigkeit enger Poren kann ich verlangen, daß Einwände dieser Art quantitativ begründet werden.

Da die entsprechenden Erörterungen in meinem Buch anscheinend nichts genützt haben, obwohl sie von niemand widerlegt werden konnten und können, wähle ich diesmal einen anderen Weg, nämlich die Betrachtung des Saftstromes durch enge Poren im Holzkörper der Nadelhölzer. Hier sind die maßgebenden Strömungsfaktoren so weit geklärt, daß die Wirkung engster Poren auf die Saftbewegung hinreichend beurteilt werden und sinngemäß auch auf die Siebröhren mit ihren Siebporen übertragen werden kann.

b) Strömungswiderstände im Holz.

aa) Frühere Ergebnisse.

Man rechnet allgemein damit, daß die Strömung in pflanzlichen wie auch in tierischen Leitungsbahnen ausschließlich nach dem HAGEN-POISEUILLE'schen Gesetz erfolgt. Dieses Gesetz ist in Kraft, so lange die Strömung laminar (schlicht, kriechend) und nicht durch Wirbelbildung (Turbulenz) gestört ist. Turbulenz tritt in Rohrleitungen auf, wenn die REINHOLDsche Zahl $R = \frac{v \cdot d}{\nu}$ (v = Geschwindigkeit in cm/sec, d = Röhrendurchmesser in cm, ν = kinematische Zähigkeit in cm²/sec) größer als 2320 ist. Eine solche Zahl ist aber bei unseren pflanzlichen Saftströmungen nie zu erreichen. Die raschesten bisher beobachteten Saftströmungen, in den Tracheen ringporiger Laubhölzer, betragen gegen 100 m/h, das ist weniger als 3 cm/sec. Bei einer Röhrenweite von allerhöchstens 0,05 cm und einer Zähigkeit für reines Wasser von 0,01 beträgt $R = \frac{3 \cdot 0{,}05}{0{,}01} = 15$, erreicht also nicht annähernd die Grenze, bei der Turbulenz auftritt. In der Tat verläuft bei Filtrierversuchen die Strömung auch in den weitesten Tracheen genau nach dem HAGEN-POISEUILLEschen Gesetz, wenn sie nicht durch Querwände und enge Poren behindert ist (BERGER).

Ich gehe darauf nur deshalb ein, weil neuerdings bei pflanzlichen Objekten eine Strömungsweise beschrieben worden ist, die als Turbulenz gedeutet werden könnte und damit das HAGEN-POISEUILLE'sche Gesetz außer Kraft setzen würde. JAHN beschreibt für die Hyphen des Pilzes *Humaria* Wirbelbildung bei der Strömung des körnigen Plasmas, wenn dieses durch den zentralen Porus einer Querwand von

2—10 μ Weite tritt. „Der mittlere Teil des Stromes kann ohne weiteres die Öffnung passieren, während der äußere gestaut wird. Vor der Septe entsteht eine Wirbelbildung, die dem Hauptstrom entgegengerichtet ist. Die einzelnen Teilchen fluten seitlich einige μ zurück, werden dann vom Hauptstrom wieder erfaßt und nach ein- oder mehrmaligem Herumwirbeln mit durchgerissen. Hinter der Septe zeigt sich dasselbe Bild". Die gleichen Strömungsbilder mit „Wirbeln und Überschlagen der Plasmamassen" hatte schon TERNETZ (S. 284) bei einem anderen Pilz *(Ascophanus)* beobachtet.

Ich habe mit dem gleichen Pilz aus dem Botanischen Institut in Würzburg, der auch JAHN zu seinen Beobachtungen gedient hatte, Versuche ausgeführt. Nach meinen Beobachtungen verlief die Strömung auch an den Querwänden meist ziemlich gradlinig, öfters auch in ähnlicher Form, wie die Rauchwolken aus einem Schlote treten. Förmliche Wirbel und deutlich rückläufige Strömungen konnte ich nicht finden, doch kann ich die von TERNETZ und JAHN beschriebene vollkommene Wirbelbildung nicht bestreiten, da es mir nicht gelang so hohe Geschwindigkeiten der Plasmaströmung zu erzielen wie JAHN. Dieser fand als größte Strömungsgeschwindigkeit des Plasmas 0,25 mm/sec, während ich nur bis etwa 30—40 μ/sec beobachtete, was auch den Angaben von TERNETZ (29 μ/sec) näher kommt.

Wirbelbildungen und andere Abweichungen von der geradlinigen, kriechenden Strömung verursachen zweifellos erhöhte innere Reibung und damit Verzögerungen gegenüber der Geschwindigkeit nach dem HAGEN-POISEUILLE'schen Gesetz. Im vorliegenden Fall ist aber zu beachten, daß die Wirbelbildungen ausschließlich in den beiden Winkeln zwischen den Querwänden und den Längswänden vorkommen, wo sie die Längsströmung überhaupt nicht oder doch nur wenig und nur auf einem sehr geringen Teil des Längsweges stören können. Bei echter Turbulenz treten aber Wirbelbildungen und Durchkreuzungen der Stromlinien im ganzen Längsverlauf der Röhre auf, wodurch viel größere Reibungswiderstände entstehen, und die Geschwindigkeit bedeutend herabgesetzt wird. Schon dieser Unterschied verbietet es, die für Turbulenz geltenden Strömungsgesetze auf Strömungen in den Siebröhren und Tracheiden zu übertragen.

Außerdem unterscheiden sich die Pilzhyphen von den Siebröhren insoferne, als die Querwände bei den Pilzfäden nur durch ein einziges, zentrales Loch durchsetzt sind, während die Siebwände sehr zahlreiche kleine Siebporen aufweisen. Für die Strömung hat das die Bedeutung, daß bei den Pilzfäden die Strömung an jeder Querwand stark von der Längsrichtung abgelenkt wird und unter Umständen zu der beschriebenen Wirbelbildung führt, während bei den Siebröhren die Flüssigkeitsfäden fast ohne seitliche Abweichung, also fast parallel durch die Poren treten. Hier ist also noch weniger Anlaß zur Wirbelbildung und somit zu einer Vergrößerung der inneren Reibung gegeben als bei den Pilzfäden. Wir werden noch einmal darauf zurückkommen.

Es muß deshalb angenommen werden, daß die Strömung auch im Bereich der Siebplatten und Siebporen als laminare Strömung nach dem Hagen-Poiseuilleschen Gesetz erfolgt, trotz der bei Pilzen beobachteten Wirbelbildungen.

Es ist aber zu bemerken, daß die Strömungsgesetze für Leitungsbahnen wie die pflanzlichen mit ihren mikroskopischen Ausmaßen und geringen Geschwindigkeiten sowie anderen Besonderheiten, wie sie die Poren bieten, physikalisch noch zu wenig erforscht sind, so daß Überraschungen bei weiteren Untersuchungen nicht ausgeschlossen erscheinen. Der Vergleich unserer Druckströmung durch enge Poren

mit der Gasdiffusion durch die Spaltöffnungen gibt zu denken. Wäre es nicht aus der Physik bekannt, daß die Diffusion durch dicht durchlöcherte Wände viel ausgiebiger ist als der geringen Gesamtfläche der Durchtrittsstellen entspricht, so müßte man die Spaltöffnungen als wenig wirksam für die Kohlensäureversorgung der Blätter betrachten, wie man ja auch die Siebröhren und Siebporen als unzureichend erklärt hat.

Nach dem HAGEN-POISEUILLEschen Gesetz ist bekanntlich das Volumen Q der in der Zeiteinheit den Querschnitt passierenden Flüssigkeit in zylindrischen Röhren beim Druck p, der Röhrenlänge l und der Viskosität η der Flüssigkeit $Q = \frac{r^4 p \cdot \pi}{8 \eta l}$. Die Geschwindigkeit v ergibt sich daraus, daß $v = Q : r^2 \pi$ oder, wenn statt des Radius r der halbe Durchmesser $\frac{d}{2}$ eingesetzt wird, $v = \frac{Q}{\frac{d^2 \pi}{4}}$

oder $v = \frac{d^2 \cdot p}{32 \cdot \eta \cdot l}$.

Dies ist die mittlere Geschwindigkeit der verschiedenen Flüssigkeitsschichten in der Röhre, die sich ungleich rasch bewegen. Die äußerste Schicht haftet der Wand an und steht still; gegen das Innere der Röhre nimmt die Geschwindigkeit parabolisch zu und ist in der Mitte der Röhre gerade doppelt so hoch wie die obige mittlere Geschwindigkeit v.

In den Leitungsbahnen des Holzes bleibt die Strömungsgeschwindigkeit hinter den hiernach errechneten Werten meist erheblich zurück, weil in den Holzbahnen die Reibung an den Längswänden wegen allerlei Unebenheiten und örtlicher Einengungen des Leitungsquerschnitts und wegen Abweichungen des Querschnitts von der Kreisform größer ist als in glatten, kreisrunden Kapillaren, für die das HAGEN-POISEUILLEsche Gesetz allein gilt. BERGER, EWART und andere sehen den wichtigsten Grund in dem Widerstand der Querwände der Leitungsbahnen. Nur bei den sehr weiten querwandlosen Tracheen von Lianen hat BERGER Geschwindigkeiten erzielt, die den theoretischen gleichkamen. RIEDL erzielte in Laubholzwurzeln, die sich durch hohe Leitfähigkeit auszeichnen, Transportleistungen, die 35—84 % der theoretischen betrugen und bei Eiche, deren Tracheen nur in großen Abständen Querwände haben, mit 53—84 % an der Spitze standen.

Beim Nadelholz muß alles Wasser in ganz kurzen Abständen von etwa 2—4 mm oder noch weniger (die Tracheidenlänge) die Zellwand passieren. Es tritt dabei fast ausschließlich durch die Hoftüpfel und zwar durch den Rand der sehr dünnen Schließhaut derselben, der mit radialen Leisten versteift ist. In den Zwischenräumen dieser Leisten haben wir die feinen Poren zu suchen, durch die das Wasser hindurch-

treten muß. Die Dicke der Schließhaut an diesen Durchtrittstellen muß außerordentlich gering sein; sie kann nur geringe Bruchteile eines μ betragen, da schon die zweifellos viel stärkeren Leisten kaum 1 μ dick sind.

Die Weite dieser Poren ist nach Frenzel höchstens 0,5 μ, nach neueren, sehr eingehenden Untersuchungen von holztechnologischer Seite noch bedeutend kleiner und durchweg submikroskopisch, beispielsweise nach Hunt and Garratt bei Thuja durchschnittlich 11—23 mμ, bei Chamaecyparis 14—21 mμ, maximal zwischen 63 und 174 mμ. Auch Stamm kommt bei umfangreichen Untersuchungen, elektro-osmotischen Studien, Poiseuillescher Druckfiltration, Überwindung der Kapillarität durch Durchpressen von Gasen, Prüfung der Durchlässigkeit für kolloide Suspensionen, für die Schließhäute der Nadelhölzer zu submikroskopischen Porenweiten, nämlich einem Porenradius von 10—73, im Mittel 28,5 mμ.

Demgegenüber ist bekannt, daß bei den Laubhölzern die Querwände in den Tracheen entweder vollständig fehlen oder doch von groben runden oder leiterförmigen Löchern durchbrochen sind, und ein vollständiger Abschluß der Tracheenzüge in der Längsrichtung, wenn überhaupt, nur in großen Abständen von mehreren Dezimetern vorkommt.

Es wäre deshalb zu erwarten, daß die Strömung bei den Nadelhölzern viel größere Widerstände fände und deshalb in viel höherem Maße hinter der theoretischen Strömuug (nach Hagen-Poiseuille) zurückbliebe als bei den Laubhölzern, besonders bei den ringporigen, bei denen sogar grobe Festkörper, wie Pilzsporen, ungehindert durch die ganze Baumlänge verschwemmt werden können.

Diese Erwartung trifft aber nach den bis jetzt vorliegenden, allerdings noch spärlichen Untersuchungen keineswegs zu.

Beispielsweise ergab sich aus den Versuchen von Ewart (1906, Tab. S. 50) beim Durchpressen von Wasser durch 10—25 cm lange Sproßstücke nach meiner Umrechnung folgendes Verhältnis der theoretischen Durchflußmengen (nach Hagen-Poiseuille) zur wirklich beobachteten:

Pirus 1,82; 2,14; Ulmus 2,56; Taxus 2,33

Die Gefäßlänge ist bei Ulmus unbegrenzt, bei Pirus war sie nach Ewart im Mittel 18 cm, beim Nadelholz Taxus die Tracheidenlänge aber nur 0,5 mm; trotzdem und trotz der viel engeren Poren waren die Strömungswiderstände, so weit sie nicht auf der Gefäßweite beruhen, bei dem Nadelholz Taxus innerhalb der Fehlergrenzen nicht größer als bei Ulmus und Pirus.

Bei anderen Versuchen Ewarts, bei denen nicht die durchfließende Wassermenge, sondern die Geschwindigkeit unmittelbar, durch Bestimmen

der Filtriergeschwindigkeit von Farbstoffen und anderen Lösungen, gemessen wurde, war das Verhältnis noch günstiger für das Nadelholz. Nach den Tabellen von Ewart S. 52 u. 53 standen die Geschwindigkeiten im Taxusholz hinter den theoretischen viel weniger zurück als beim Laubholz.

Bei den Versuchen von Berger wurde eine der theoretischen gleichkommende Filtriergeschwindigkeit, wie gesagt, nur bei Lianen erzielt. Bei anderen Dikotylen, sowohl Holzpflanzen wie Kräutern, betrugen die Ausflußmengen nur 12—20 % der nach der Viskositätsrechnung zu erwartenden, also viel weniger als bei dem Nadelholz Taxus nach Ewart. Berger selbst hat Nadelhölzer nicht geprüft, ebenso Riedl, dessen Ergebnisse nach obigem den theoretischen Leistungen näher kommen.

bb) Eigene Versuche.

Da mit Nadelhölzern bisher nur wenige einwandfreie Versuche vorliegen — verwendbar sind nur solche Versuche, bei denen die Gefäßweite an den gleichen Zweigen bestimmt wurde, die zum Filtrierversuch dienten —, habe ich vergleichende Versuche mit Nadel- und Laubhölzern ausgeführt.

Als Nadelholz wurden Zweigstücke von jungen, 2—4 m hohen, frisch gefällten Stämmen von *Abies pectinata* benutzt. Das Holz von Abies besteht in der Längsrichtung ausschließlich aus Tracheiden, die nur durch Hoftüpfel auf den Radialwänden miteinander in Verbindung stehen. Nur die Markstrahlen bestehen aus Parenchym. Harzgänge, die den Versuch erheblich stören würden, fehlen vollkommen.

Als Vertreter für Laubholz dienten Zweige und Stammstücke von *Corylus avellana*, *Crataegus coccinea* (von beiden glatte Proventivsprosse) und *Populus robusta* (einjährige Stecklingspflanzen) (Näheres über die Länge der Zweige s. Tabelle auf S. 251). *Corylus* hat 6—20 μ breite leiterförmige, in 8—10 μ Abständen angeordnete Wanddurchbrechungen in den schrägen Querwänden der Tracheenglieder. Bei *Populus* und *Crataegus* sind die schrägen Querwände bis auf eine schmale Ringleiste aufgelöst und durch ein einfaches rundes Loch von fast der Gefäßweite ersetzt.

Zur Prüfung der Durchlässigkeit des Holzes kann man entweder die Durchflußmenge oder, besser, die Strömungsgeschwindigkeit aus dem Strömungsweg in der Zeiteinheit bestimmen. Die Messung der Durchflußmenge, die bisher meistens angewandt wurde, hat mit dem erheblichen Fehler zu rechnen, daß in der Regel ein unbestimmter Teil der Gefäße durch Luftverstopfung von der Leitung ausgeschaltet

ist, was auch durch tagelanges Auspumpen der Zweige unter Wasser nicht ganz behoben werden kann. Auch ist die Bestimmung der leitenden Querfläche schwierig und ungenau, und jeder Meßfehler wird bei der Berechnung ungemein stark vergrößert, weil die Ausflußmenge der vierten (!) Potenz des Durchmessers proportional ist. Die daraus entstehende Unsicherheit wird großenteils vermieden durch unmittelbare Messung der Geschwindigkeit durchgepreßter Lösungen.

Bei meinen darauf gerichteten Versuchen benutzte ich die von RIEDL (S. 26) angegebene Apparatur.

Nach dem Vorgang von EWART verwendete ich zum Durchfiltrieren eine Lösung 1:1000 von Rhodankalium, das unter einem Druck von 1/3 atm durch die meist etwa 30 cm langen Zweige gepreßt wurde. Dieser Stoff hat nach EWART vor vielen Farbstoffen den Vorteil, vom Holz nicht absorbiert zu werden. Die aus dem unteren Zweigende austretenden Wassertropfen wurden in einer mit HCl angesäuerten Lösung von $FeCl_3$ als Indikator aufgefangen. Die Zeit zwischen dem Abfallen des ersten Tropfens und dem Auftreten einer wenn auch schwachen Rotfärbung in der Indikatorlösung ergab in Verbindung mit der Zweiglänge die maximale Strömungsgeschwindigkeit in den weitesten Leitbahnen, die nach obigem gerade doppelt so groß ist wie die mittlere Geschwindigkeit, wie sie sich aus Volumen Q und Querschnitt $r^2\pi$ errechnet. In der folgenden Tabelle ist deshalb als „theoretische" Geschwindigkeit das Doppelte der „mittleren" Geschwindigkeit in den weitesten Leitbahnen eingesetzt.

Die Versuche wurden bei 20° ausgeführt und demgemäß eine Viskosität von 0,01 (im Zentimeter-Gramm-Sekunden-System) eingesetzt. Die in mm/sec gemessenen Geschwindigkeiten wurden gemäß obiger Gleichung in Geschwindigkeiten für 1 atm Druck und 1 m Zweiglänge umgerechnet.

Bei der Bestimmung der Gefäßweite ergibt sich als Hauptschwierigkeit die ungleiche Form u. Größe der Gefäßquerschnitte, die stets mehr oder weniger von der Kreisform abweichen. Als mittleren Durchmesser nahm ich das Mittel aus längstem und kürzestem Durchmesser im Mittel einer großen Zahl von Gefäßen an[1]). Theo-

1) Beim Nadelholz sind die Tracheiden einer begrenzten Frühholzzone in Form, Länge und Weite einander sehr ähnlich, wie an mazeriertem Material zu sehen ist. Daß sie trotzdem im Holzquerschnitt sehr ungleich weit erscheinen, rührt nur davon her, daß sie nach beiden Enden keilförmig zulaufen und in tangentialer Reihenfolge in verschiedener Höhe endigen. Innerhalb der gleichen Radialreihen stehen sie aber in gleicher Höhe, und haben deshalb sehr genau das gleiche Lumen, während benachbarte Radialreihen im Querschnitt in ungleicher Höhe getroffen werden und deshalb ungleich weite Tracheidendurchmesser aufzeigen. Durch die Mittelbildung aus allen Messungen wird die Tatsache, daß das Wasser beim Strömen in der Längsrichtung alle Stufen der Lumenweite durchlaufen muß, ausreichend erfaßt.

Schwieriger liegt die Sache bei den Tracheen der Laubhölzer. Bei diesen gibt es nicht nur Größenunterschiede in verschiedener Höhe des gleichen Gefäßes, sondern auch Fälle, in denen einzelne Gefäße durch ihre ganze Länge kleiner sind als die ersten Frühholzporen. Diese kleineren Gefäße kommen für die hier bestimmte Maximalgeschwindigkeit nicht in Betracht, da diese nur in den weitesten Gefäßen erzielt werden kann.

retisch richtiger wäre es, statt des mittleren aus beiden Durchmessern den sog. hydraulischen Durchmesser $d = 4\,F/U$ (F = Querfläche; U = Umfang) und nicht das arithmetische Mittel aus allen Gefäßmessungen, sondern das Mittel aus den zweiten Potenzen der Gefäßdurchmesser einzusetzen; doch überzeugte ich mich, daß der bei meiner Berechnung entstehende Fehler bei den hier vorkommenden Ausmaßen gering ist und jedenfalls nicht einseitig zu Gunsten meiner Beweisführung wirkt.

Wie die Beobachtung ergab und auch nicht anders zu erwarten ist, verläuft die Strömung am raschesten in den Jahrringen, die die weitesten Leitungsbahnen besitzen. Diese Stellen sind deutlich zu erkennen, wenn man kurz nach dem Austritt des ersten gefärbten Tropfens den unteren Querschnitt durch Anschneiden auffrischt, mit dem Indikator benetzt und dadurch färbt. Diese Stellen wurden bei der mikroskopischen Messung der Gefäßquerschnitte besonders berücksichtigt; namentlich mußte alles Spätholz, das englumige Rotholz des Nadelholzes und der innerste Holzjahrgang, der meist bedeutend kleinere Gefäße hat als die späteren, außer Rechnung bleiben.

Durch Durchpressen von Quecksilber unter einem Druck von etwa 1 atm wurde festgestellt, daß alle zum Versuch verwendeten Zweige der Laubhölzer durchlaufende offene Tracheen besaßen. Bei 25 cm langen Zweigen von Crataegus trat das Quecksilber aus sehr vielen Gefäßen aus; auch Populus erwies sich als sehr gut durchlässig für Quecksilber, während sich bei Corylus nur wenige Gefäße als durchlaufend erwiesen, obwohl die Stücke nur 10–12 cm lang waren. Wurden bei Corylus die Zweige 26—31 cm lang gehalten, wobei sie kein Quecksilber durchließen, so waren die maximalen Strömungsgeschwindigkeiten erheblich geringer, nämlich statt durchschnittlich 2,53, wie im ersten Fall, nur 1,19—1,33 mm/sec/atm/m, woraus sich ergibt, daß wirkliche Gefäßabschlüsse beim Laubholz erheblichen Widerstand bieten.

Aus der folgenden Tabelle ergibt sich, daß die Strömungswiderstände, so weit sie nicht nur durch die Gefäßweite bedingt sind, beim Nadelholz Abies nicht größer, eher etwas geringer sind als in den offenen, durch die ganze Zweiglänge durchlaufenden, für Quecksilber durchlässigen Tracheen der geprüften Laubhölzer. Da die erwähnten Unregelmäßigkeiten im Gefäßbau, die die Strömungsgeschwindigkeit herabsetzen, beim Nadelholz nicht geringer sind als beim Laubholz, bleibt kein anderer Schluß, als daß die Tracheidenwände dem Wasserdurchtritt kein größeres Hindernis entgegensetzen als gleichgroße offene oder durch grobe Wanddurchbrechungen miteinander verbundene Röhren. Auch im höchsten Falle, wenn man die gesamte Abweichung von der theoretischen Strömung allein dem Widerstand der Schließhäute zuschreibt, beträgt dieser Widerstand nur soviel, daß er die Strömung auf $^1/_2$ bis $^1/_4$ herabsetzt. Die Schließhäute der Hoftüpfel bedeuten also trotz der außerordentlichen Feinheit ihrer Poren höchstens einen ganz geringen Strömungswiderstand. Der Widerstand in den submikroskopischen Schließhautporen ist nicht größer als in den 100—10000mal so weiten Gefäßverbindungen der Laubhölzer.

Ewart und die übrigen Bearbeiter der Frage haben aus ihren Versuchen diesen Schluß nicht gezogen, vielleicht wegen der zu geringen Zahl der Versuche mit Nadelhölzern. Durch die hier mitgeteilten Versuche dürfte das Ergebnis im wesentlichen gesichert sein, zumal da die erwähnten Fehlerquellen bei der Messung und Berechnung der Gefäßweite bei Laubholz und Nadelholz in der gleichen Richtung wirken.

Maximale Strömungsgeschwindigkeit in mm/sec beim Durchpressen durch Zweige, bei Druckdifferenz von 1 atm je m Zweiglänge.

Holzart	Gefäßweite, μ	Geschwindigkeit mm/sec/atm/m		
		wirklich	theoretisch	wirkl.: theor.
A. Nadelholz				
1. Abies pectinata				
6jähr. Zweig 1. Ordnung	17,0	0,65	1,78	1 : 2,7
7jähr. „ 1. „	16,1	0,47	1,59	1 : 3,4
3jähr. „ 1. „	14,6	0,33	1,30	1 : 3,9
6jähr. „ 1. „	15,0	0,47	1,38	1 : 2,9
6jähr. „	14,2	0,35	1,24	1 : 3,5
4jähr. „ 2. „	12,8	0,43	1,00	1 : 2,3
6jähr. „	10,6	0,30	0,69	1 : 2,3
B. Laubholz				
1. Crataegus coccinea[1])	33,0	1,43	6,68	1 : 4,6
2. Populus robusta[2])	53,0	3,57	17,20	1 : 4,6
3. Corylus avellana[3])	35,0	2,53	7,60	1 : 3,0

1) 3jähriger Proventivsproß, Mittel aus 5 Stücken, 149—266 mm lang.
2) 1jährige Sprosse, Mittel aus 3 Stücken, 256—311 mm lang.
3) 4jähriger Proventivsproß, Mittel aus 6 Stücken, 100—118 mm lang.

cc) Physikalische Erklärung.

Wer nicht weiter nachdenkt, und nur gefühlsmäßig ausreichende Strömung durch sehr enge Poren für ausgeschlossen hält, wird dieses Ergebnis unglaublich und höchst paradox finden. Sieht man doch alltäglich, in wie hohem Maße feste, wenn auch reichlich mit Poren durchsetzte Wände, wie Filtrierpapier, die Strömung hemmen. Und doch ist die Tatsache, daß die Trennungswände der Tracheiden keinen größeren Widerstand leisten als die viel größeren Wanddurchbrechungen der Tracheen, sehr wohl zu erklären, Die Erklärung ist ziemlich einfach: Sie ergibt sich erstens aus der großen Zahl der Durchtrittsstellen für den Wasserdurchtritt und zweitens aus der geringen Dicke der Schließhäute.

Die Zahl der Hoftüpfel auf einer Radialseite einer 3—4 mm langen Frühholztracheide des Kiefernholzes beträgt etwa 50—150, also rund 100. Die Fläche der Schließhaut eines Hoftüpfels einschließlich

des Torus ist durchschnittlich etwa halb so groß wie der Querschnitt des Lumens einer solchen Tracheide. Wenn nun die Schließhautporen so weit und so zahlreich sind, daß das gesamte Porenareal einer Schließhaut $^2/_{100}$ der Schließhautfläche einnimmt, dann steht dem Durchtritt des Wassers von einer Tracheide zur andern eine gleich große Querfläche zur Verfügung wie in einer querwandlosen Röhre von der Weite der Tracheiden. In diesem Fall braucht die Strömungsgeschwindigkeit innerhalb der Schließhautporen nicht größer zu sein als im Lumen der Tracheide, wenn die Strömung durch die porösen Schließhäute nicht gehindert werden und im ganzen ebenso rasch vor sich gehen soll wie in einer offenen Röhre.

Nun sind wir zwar über die Zahl der Schließhautporen wegen ihrer Unsichtbarkeit nicht unterrichtet; es ist aber durchaus wahrscheinlich, sicher aber nicht unmöglich, daß jene Bedingung annähernd erfüllt ist, d. h. daß wenigstens etwa 2 % der Schließhautfläche vom Porenareal eingenommen wird. Ist die Summe der Porenquerschnitte größer als 2 % der Schließhautfläche, so kann die Strömung innerhalb der Poren sogar langsamer sein als im Tracheidenlumen, ohne die Gesamtströmung zu verzögern.

Diese Anordnung der Hoftüpfel auf den Längswänden und ihre physiologische Bedeutung bedarf noch kurzer Erörterung. Sie findet sich auch bei vielen Laubhölzern, die oft ringsum getüpfelt sind. Ganz ähnlich ist es auch zu verstehen, daß die Querwände der Laubhölzer mit leiterförmigen oder anderen Wanddurchbrechungen stets auffallend schief gestellt sind. Eine derartige Anordnung scheint auf den ersten Blick widersinnig zu sein, weil ja die Wasserleitung fast ausschließlich in der Längsrichtung verläuft, so daß jeder Durchtritt durch eine Seitenwand oder schiefstehende Querwand einen Umweg bedeutet. Dafür wird aber der Vorteil erreicht, daß für eine viel größere Zahl von Poren Platz geschaffen wird, als wenn die Tüpfel an Querflächen angebracht wären. Die Zahl der Poren kann so vermehrt werden, daß die Summe der Porenquerschnitte nicht kleiner und selbst größer ist als der Querschnitt des Gefäßlumens, ohne daß der Vorteil aufgegeben würde, den die Enge der Durchtrittsstelle und besonders der Mechanismus der Hoftüpfel bietet, (nämlich die Sicherung dagegen, daß sich eingedrungene Luft in benachbarten Leitungsbahnen ausbreitet und damit größere Züge von Leitungsbahnen verstopft). Dieser Vorteil hat zum Erfolg, daß die Tracheiden des Nadelholzes und die ähnlich gebauten Tracheen mancher zerstreutporigen Laubhölzer viel länger leitfähig bleiben als die ohne Trennungswände durchlaufenden

Tracheen von ringporigen Laubbäumen, die oft schon nach einem Jahr von der Wasserleitung ausscheiden.

Was ferner die Strömungswiderstände und die Strömungsgeschwindigkeit innerhalb der Schließhautporen betrifft, so ist vor allem die außerordentlich geringe Dicke der Schließhaut zwischen den Verdickungsleisten, also an den Stellen, wo die Membranporen sitzen, maßgebend, weil dadurch die Länge der Poren bestimmt ist.

Aus der Tatsache, daß die Strömungsgeschwindigkeit nach dem Hagen-Poiseuilleschen Gesetz dem Verhältnis d^2/l proportional ist, ergibt sich nämlich, daß die Geschwindigkeit theoretisch unendlich hoch, der Strömungswiderstand also gleich Null wird, wenn die Porenlänge l im Verhältnis zum Quadrat des Porendurchmessers d verschwindend klein wird. Bei verschwindend geringer Porenlänge wird eben nur verschwindend wenig Druckenergie durch Reibung an den Längswänden der Poren verbraucht.

Die Weite des Strömungsweges hat also nur für Röhren von nicht unbeträchtlicher Länge eine so maßgebende Bedeutung. Bei Poren sehr dünner Wände, also bei sehr geringer Porenlänge, ist die Weite der Löcher dagegen ohne Einfluß auf die Strömungsgeschwindigkeit. Eine große Zahl enger Poren leistet theoretisch das Gleiche wie eine kleine Zahl weiter Wanddurchbrechungen, ganz entsprchend unserem experimentellen Befund.

Theoretisch erscheint es sogar möglich, daß bei sehr geringer Wanddicke eine Vielzahl kleiner Poren mehr leistet als eine kleine Zahl weiter Poren von gleicher Gesamt-Porenquerfläche. Beim Durchtritt durch Poren ergeben sich nämlich seitliche Ablenkungen der Strömungsrichtung und damit besondere Reibungen, die im Hagen-Poiseuilleschen Gesetz nicht berücksichtigt sind. Beim Eintritt in die Poren strömt nur ein Teil der Flüssigkeit geradlinig weiter; andere Teile strömen von allen Seiten konvergierend zusammen und beim Austritt aus der Pore divergierend weiter, wodurch sich innere Reibungen, Druckverbrauch und Verzögerung der Strömung ergeben müssen, um so mehr, je größer der Porenabstand und — bei gleichem Porenareal — je weiter die einzelnen Poren sind.

Die Feinheit der Wandporen und ihre Beschränkung auf die Schließhäute der Hoftüpfel scheint mir neben anderem auch diesen Vorteil der Parallelschaltung der Strömungsfäden zu bieten. Die Strömungswiderstände werden bei dieser Anordnung geringer sein, als wenn die gleiche Zahl ebenso großer Wandporen auf die ganze Zellwand verteilt wäre oder wenn, wie bei Pilzfäden, nur ein großer zentraler Querwandporus vorhanden wäre.

Von physikalischer Seite ist diese Frage, ob die Art der Verteilung der Poren über die Wandfläche Einfluß auf die Strömungswiderstände hat, noch nicht geprüft worden, so daß meine Annahme vorerst hypothetisch bleibt und nicht gesichert ist.

Wenn es aber zutrifft, daß die Poren der Schließhäute keinen merklichen Strömungswiderstand bieten, dann trifft für den Durchgang durch die Schließhautporen das Toricellische Gesetz für die reibungslose Durchströmung $v = \sqrt{2g \cdot p}$ in Kraft (v = Geschwindigkeit in m/sec; g = 9,8; p = Druck in m Wasserhöhe). Dann ist aber der Druckaufwand, der zur Erzielung der hier in Betracht kommenden Geschwindigkeiten notwendig ist, so gering, daß er völlig vernachlässigt werden kann. Zur Ausflußgeschwindigkeit von 0,2 m/h, also einer regelmäßigen Geschwindigkeit des Wasserstromes (und zugleich auch des absteigenden Saftstromes in den Siebröhren) bei Nadelhölzern genügt dann ein Wasserüberdruck von $1{,}7 \times 10^{-8}$ cm, also 1,7 Ångström, das ist die Höhe von ein paar Lagen von Molekülen. Schon eine Druckdifferenz von 1 mm Wasserhöhe zu beiden Seiten einer Schließhaut würde genügen, um eine die tatsächliche Strömung im Nadelholz 1000fach übertreffende Geschwindigkeit von 500 m/h innerhalb der Poren zu erzielen. — Diese Überlegung, daß — außer den Reibungswiderständen — kein merklicher Druckaufwand zur Erzielung der hier in Betracht kommenden Geschwindigkeiten erforderlich ist, gilt natürlich nicht nur für den Durchtritt durch die Poren, sondern auch für alle übrigen Stellen des Strömungsweges.

Es handelt sich bei diesen Erörterungen wohlgemerkt nicht darum, die hohe Durchlässigkeit der Schließhäute zu beweisen, sondern nur darum, sie zu erklären. Der experimentelle Befund, daß die Poren der Schließhäute trotz ihrer submikroskopischen Kleinheit nur einen geringen Widerstand bieten, der nicht größer ist als der Widerstand viel weiterer Wanddurchbrechungen, steht fest, gleichviel wie er physikalisch zu erklären ist.

dd) Anwendung auf die Siebröhren.

Wenn schon in den durchwegs submikroskopischen Schließhautporen der Hoftüpfel so rasche Strömungen möglich sind wie in groben Wanddurchbrechungen, so kann auch die Feinheit der Siebporen nicht als Beweisgrund gegen ausreichende Strömungen in den Siebröhren angeführt werden. Denn auch die feinsten Siebporen sind schon bei mäßiger Vergrößerung gut sichtbar, also wenigstens 0,3—0,5 μ dick, und damit etwa zehnmal so weit als die meisten Schließhautporen. In diesem, für die Strömung wichtigsten Faktor sind also die Siebröhren den Tracheiden weit überlegen, wenn die sichtbare Weite der Siebporen zu einem wesentlichen Teil für die Strömung zur Verfügung steht. Dabei ist noch zu beachten, daß das Porenlumen im lebenden Zustand weiter sein muß als im Präparat, wie oben schon ausgeführt wurde.

Was den nächst wichtigen Strömungsfaktor, die Zahl der Siebporen, betrifft, so treffen wir bei den Siebröhren auf genau das gleiche Bauprinzip wie bei den Tracheiden, nämlich die Tüpfel so anzuordnen, daß für eine möglichst große Zahl von Siebporen Platz gewonnen wird. Genau wie die Tüpfel des Holzes stehen die Siebtüpfel und Siebfelder in den meisten Fällen an Längswänden oder schief gestellten Querwänden. Besonders ausgeprägt ist das bei den Pflanzenarten, die die größten Leistungen in der Fernleitung von Bildungsstoffen zu bewältigen haben, nämlich bei unseren Bäumen.

Hemenway unterscheidet drei Typen von Siebröhren nach der Anordnung der Siebtüpfel. Beim Typus 1, dem Pinus-Typ, stehen alle Siebtüpfel an Längswänden oder an Querwänden, die so schief gestellt sind, daß sie $^1/_4$—$^1/_2$ der ganzen Länge der Siebröhren ausmachen. Hierher gehören die Nadelhölzer und 16 Gattungen von Laubhölzern. Weitere 21 Gattungen von Laubhölzern bilden einen Übergang zum folgenden Typ 2, bei dem die Wände mit den Siebtüpfeln ebenfalls schief gestellt sind, aber weniger steil. Hierher gehören 25 weitere Laubholzgattungen. Typus 3, bei dem die Siebtüpfel an rechtwinkelig zur Längsrichtung stehenden Querwänden sitzen, sowie Übergang zwischen Typus 2 und 3 kommen fast nur bei kleineren krautigen Pflanzen vor. Aber auch hier ist für eine erhebliche Vermehrung der Zahl der Siebporen gesorgt, nämlich durch zusätzliche Siebplatten an den Längswänden.

Wie bei den Schließhautporen des Holzes läßt sich auch bei den Siebröhren abschätzen, daß durch eine solche Vermehrung die Summe aller Lumina der Siebporen einer Siebröhre nicht geringer ist als das Lumen des Siebröhrenquerschnitts, so daß die Geschwindigkeit innerhalb der Poren nicht größer zu sein braucht als im Lumen der Siebröhre. Das gilt sogar bei den Arten mit den feinsten Siebporen, den Nadelhölzern. Die Siebtüpfel stehen bei den Nadelhölzern in gleicher Zahl und an der gleichen Stelle wie die Hoftüpfel des Holzes; sie sind ja aus den gleichen „Primordialtüpfeln" der Kambiumzellen hervorgegangen. Nach meinen Zählungen treffen bei Nadelholzsiebröhren auf jede Radialwand rund 100 Siebfelder (Siebtüpfel) mit je wenigstens 50 Siebporen, zusammen also 5000 Siebporen, die bei einem leitenden Durchmesser von beispielsweise 0,4 μ und damit einer Querfläche von 0,13 μ^2 eine gesamte Querfläche von $5000 \times 0{,}13 = 650\,\mu^2$ haben. Das entspricht einem Quadrat von 25 μ Seitenlänge, also reichlich dem (meist quadratischen) Querschnitt des Siebröhrenlumens im Stamm von Pinus und vielen anderen Nadelhölzern.

Auch bei den Dikotylen scheint es zuzutreffen, daß das gesamte Porenareal annähernd ebenso groß ist wie der Siebröhrenquerschnitt. Beispielsweise hat nach Huber (1939, S. 182) die schräge Siebröhrenquerwand von Betula 500—1000, im Mittel also 750 Poren. Als Porenweite (den inneren Durchmesser des Kalloseröhrchens) nennt Huber

(S. 182, 191) für Betula ca. 1,5 μ. Die Querfläche beträgt demnach für 1 Pore $1{,}5^2 \cdot \pi/4 = 1{,}77\ \mu^2$, und die Summe der Leitflächen aller Poren einer Siebröhrenwand $750 \cdot 1{,}77 = 1325\ \mu^2$. Diese Fläche ist gleich dem kreisförmigen Lumen einer Siebröhre von 42 μ Durchmesser. Fast genau so viel, nämlich nach HUBER 40 μ im Mittel, beträgt der wirkliche Siebröhrenquerschnitt.

Bei anderen Arten mag das Verhältnis ungünstiger sein, so auch bei Cucurbita nach den Schätzungen von CRAFTS, bei anderen wohl aber auch günstiger. Eine ganz sichere Berechnung ist wegen der Schwierigkeit der Messung so kleiner Ausmaße nicht möglich. Wenn man aber überall die wahrscheinlichsten Werte einsetzt, so kommt man auch für die Siebröhren zu dem Schluß, daß die Poren in ihrer Gesamtheit keine oder doch keine entscheidende Verkleinerung des Strombettes bedeuten. Die Enge ihres Lumens wird durch ihre große Zahl annähernd aufgewogen oder auch überkompensiert[1]).

Auch darin stimmen die Siebporen mit den Holzbahnen überein, daß ihre Poren stets in möglichst dichten Gruppen, in Siebtüpfeln und Siebplatten, zusammengedrängt sind, so daß ihr gegenseitiger Abstand möglichst gering wird, und sich kreuzende Stromlinien wegfallen oder doch auf die Ränder der Porengruppen beschränkt sind, wie ich annehme und oben ausgeführt habe, zum Vorteil für die Strömung.

In einem weiteren wichtigen Strömungsfaktor, der Länge der Poren, also der Dicke der Schließhäute, ist dagegen die Übereinstimmung zwischen Holzbahnen und Siebröhren weniger vollständig. Eine so geringe Dicke wie bei den Schließhäuten der Hoftüpfel können wir bei den Siebplatten nicht oder doch nur ausnahmsweise annehmen. Während die Schließhäute der Hoftüpfel auch bei starker Vergrößerung oft kaum zu sehen sind, zeigen die Siebplatten schon bei mittlerer Vergrößerung eine meßbare Dicke, die als Porenlänge in Rechnung zu stellen ist. Dabei ist aber daran zu erinnern (vgl. S. 232f.), daß die im Schrifttum vorliegenden Abbildungen die Siebporen meist zu lang und zu dünn wiedergeben, so auch bei HILL und bei STRASBURGER. Immerhin muß man für die Siebporen der Nadelhölzer, bei denen die Frage der Zulänglichkeit wegen der geringen Porenweite noch am ersten kritisch wird, nach meinen Messungen an lebensfrischen Objekten eine Länge der Siebporen von 2—3 μ einsetzen.

1) HUBER (1939) hat schon darauf hingewiesen und eingehend untersucht, daß die Siebporen um so größer sind, je weniger schräg die Siebwände stehen, also je geringer die Zahl der Siebporen ist, daß also für die verringerte Porenzahl Ausgleich durch Vergrößerung der Poren geschaffen wird.

Maßgebend für die Geschwindigkeit der Durchströmung ist aber nicht die Weite allein, sondern das Verhältnis $d^2 : l$. Beträgt z. B. in den Hoftüpfeln der Tracheiden des Nadelholzes die Dicke der Schließhaut und damit die Porenlänge $l = 0{,}5\ \mu$, der Porendurchmesser d nach Obigem rund $0{,}05\ \mu$, so ist das Verhältnis $d^2/l = 0{,}0025 : 0{,}5 = 0{,}005$. Ist dagegen bei sehr feinen und langen Siebporen $d = 0{,}3\ \mu$ und die Länge $3\ \mu$, so ist $d^2/l = 0{,}09 : 3 = 0{,}03$. Die Siebpore ermöglicht also in diesem Fall eine $0{,}03 : 0{,}005 = 6$ mal so große Geschwindigkeit wie die Schließhautpore des Hoftüpfels. Auf diese Weise kann eine größere Länge der Poren, die für die Strömung an sich nachteilig wäre, schon durch eine geringe Vergrößerung ihres Durchmessers ausgeglichen werden.

Aus solchen Überlegungen geht hervor, daß weder die Feinheit noch die Länge der Siebporen es ausschließen oder auch nur unwahrscheinlich machen, daß die Strömung ebenso rasch vor sich gehen kann wie in den Tracheiden, selbst beim Nadelholz, bei dem die Strömungsbedingungen in den Siebröhren auf den ersten Blick besonders ungünstig zu liegen scheinen.

Entsprechendes gilt auch für den weiteren wichtigen Strömungsfaktor, das Druckgefälle p. Für den aufsteigenden Saftstrom kann nach den Bestimmungen und Berechnungen von Huber ein mittleres Druckgefälle von 0,2—0,4 atm/m angenommen werden, und gerade ebenso groß, nämlich im Mittel 0,31 atm/m (zwischen 0,11 und 1,04 atm/m) ist nach den kryoskopischen Bestimmungen von Pfeiffer (Untersuchungen an 6 verschiedenen Baumarten zu verschiedenen Zeiten) das osmotische Druckgefälle des Siebröhrensaftes. Auch Huber und Mitarbeiter fanden ähnliche Werte (vgl. Huber, Schmidt u. Jahnel, S. 1026, Topcuoglu).

Auch der letzte Faktor der Strömungsgeschwindigkeit, die Zähigkeit des Saftes η, ist bei aufsteigendem und absteigendem Saft nicht so verschieden, daß eine grundsätzlich verschiedene Strömungsform notwendig wäre. Im Holz strömt nahezu reines Wasser mit $\eta = 0{,}01$ [cm · sec/cm^2], oft aber auch eine bis 7 %ige Zuckerlösung mit höherer Zähigkeit, in den Siebröhren bei den Bäumen in der Hauptsache eine meist etwa 20 %ige Rohrzuckerlösung, die nach ihrem Verhalten beim Abzapfen dünnflüssig ist und mit ihrer Viskosität auch einer 20 %igen Rohrzuckerlösung mit $\eta = 0{,}02$ nahekommen dürfte.

Unter diesen, sicher nicht unmöglichen oder auch nur unwahrscheinlichen Voraussetzungen sind also die Strömungsbedingungen in den Siebröhren nicht ungünstiger als in den Tracheiden und Tracheen, in denen schon ebenso große oder noch weit größere Geschwindigkeiten gefunden wurden wie in den Siebröhren notwendig sind.

Zum Überblick habe ich in der folgenden Tabelle berechnet, welche mittleren Strömungsgeschwindigkeiten in cm pro Stunde in Siebporen von verschiedenem Durchmesser nach dem HAGEN-POISEUILLEschen Gesetz zu erwarten sind, wenn die folgenden übrigen Strömungsbedingungen gegeben sind: Porenlänge = 1 μ, Viskosität = 0,01, Druckdifferenz in 2 aufeinander folgenden Siebröhren = 1/1000 atm (= 1 cm Wasserdruck). Eine solche Druckdifferenz bedeutet bei Nadelhölzern, bei denen auf 1 m Stammlänge etwa 300 Siebröhren oder Tracheiden gehen, ein Druckgefälle von 0,3 atm je Meter Stammlänge. In zweiter Zeile sind für η und l die Zahlen angesetzt, wie sie für unsere Nadelhölzer anzunehmen sind.

Porenweite, μ	0,1	0,2	0,3	0,4	1,0	2,0
Geschwindigkeit, cm/h bei $\eta = 0{,}01$, $l = 1\,\mu$	11	44	99	178	1100	4400
„ „ „ „ $\eta = 0{,}02$, $l = 3\,\mu$	2	7	16	30	183	733

Die wirkliche Geschwindigkeit der Strömung in den Siebröhren der Kiefer ist nach meinen Berechnungen mit sehr guter Übereinstimmung an zwei sehr verschieden gebauten Bäumen (MÜNCH 1930, S. 81) im Jahresmittel rund 20 cm/h. Dazu genügen unter den obigen Voraussetzungen nach der Tabelle Siebporen mit einem leitenden Querschnitt von 0,3—0,4 μ (genauer 0,33 μ). Beträgt die Porenweite 2 μ wie bei manchen Dikotylen, so ist unter den gleichen Bedingungen eine Geschwindigkeit von 733 cm/h zu erwarten, was das Bedürfnis in den meisten Fällen weit übersteigt.

Außer diesen Widerständen in den Poren sind noch die Reibungswiderstände an den Längswänden der Siebröhren zu überwinden und für die Gesamtgeschwindigkeit mit in Rechnung zu stellen. Diese berechnen sich unter den gleichen Voraussetzungen nach folgender Tabelle in Metern je Stunde bei einer Druckdifferenz von 1 atm je Meter Stammlänge; Viskosität = 0,02:

Durchmesser, μ	10	20	30	40	50
Geschwindigkeit, m/h	0,55	2,2	5,0	8,9	13,8

Für die Nadelhölzer mit einer Siebröhrenweite von reichlich 20 μ genügt also ein Druckgefälle von 1 atm/m, um im Lumen der Siebröhren eine Geschwindigkeit von 2,2 m/h zu erzielen. Eine solche Geschwindigkeit würde aber die wirkliche mittlere Geschwindigkeit 10fach übersteigen; im Mittel ist also nur 0,1 atm/m als Druckgefälle notwendig. Hierzu kommt der Druck, der zur Überwindung der Porenwiderstände notwendig ist, mit 0,3 atm/m. Die Summe mit 0,4 Atmosphären je Meter Stammlänge genügt demnach, um beim Nadelholz mit 20 μ weiten Siebröhren und 0,33 μ weiten Siebporen die tatsächliche

mittlere Geschwindigkeit zu erzielen. Nehmen wir als Porenweite 0,4 μ an (statt 0,33 μ wie oben), so wird, wie nicht weiter ausgeführt sei, schon durch das tatsächliche mittlere Druckgefälle von 0,3 atm/m die tatsächliche mittlere Geschwindigkeit von 0,2 m/h erzielt. Die Übereinstimmung der Theorie mit der Wirklichkeit ist dann vollständig.

Das alles sind Voraussetzungen, die teils sichergestellt sind, teils als durchaus wahrscheinlich und zum mindesten als leicht möglich bezeichnet werden müssen, auch wenn man die noch bestehenden Unsicherheiten im Bau und in den Ausmaßen der Siebporen möglichst hoch einschätzt, selbst bei den Koniferen mit ihren extrem feinen Siebporen.

Aus der geringen Weite der Siebporen kann also in keiner Weise ein Beweis gegen die Druckstromlehre abgeleitet werden, so wenig wie aus der geringen Porenweite in den Leitungsbahnen des Holzes oder des Parenchyms. Vielmehr führt die genauere Betrachtung der Größen nur zu einer weiteren Festigung unserer Lehre. Zahl und Anordnung der Siebporen entsprechen durchaus dem Bedürfnis der Druckströmung, und auch hinsichtlich der Weite des leitenden Querschnitts besteht kein Anlaß zu ernsteren Zweifeln, nachdem die tatsächliche Durchlässigkeit — wie immer wieder zu betonen ist — schon auf anderem Weg festgestellt ist. Die Siebfasern und Siebröhren sind zu ausreichenden Saftströmungen nicht weniger geeignet als die analogen Leitbahnen im Holz, die Tracheiden und Tracheen.

Zusammenfassung.

Von den Einwänden, die bisher gegen die Druckstromtheorie vorgebracht worden sind[1]), wurden im Vorstehenden nur die berücksichtigt,

1) Den Einwand, daß gleichzeitig entgegengesetzte Stoffbewegungen in den Siebröhren vorkommen, namentlich die Wanderung von Wuchsstoffen, die der gleichzeitigen Bewegung der Assimilate oft entgegengerichtet sind, habe ich schon früher berücksichtigt (vgl. MÜNCH 1932, S. 424 f u. 1937). Die Wuchsstoffe und andere Hormone dürften durch Oberflächenkräfte nach VAN DEN HONERT längs der Zwischenfläche zwischen Plasma und Zellwand oder auch durch elektrische Triebkräfte nach WENT in den Micellarinterstitien der Zellwand selbst bewegt werden, während gleichzeitig im Lumen der Zelle Druckströmung von Assimilatlösungen unter Umständen in entgegengesetzter Richtung erfolgen kann. Da es sich bei den Wuchsstoffen stets nur um äußerst geringe Stoffmengen handelt, dürften die angegebenen Triebkräfte und Leitungsbahnen ausreichen, während für die in viel größeren Mengen wandernden Assimilate — bei Bäumen handelt es sich um viele Kilogramm Zucker je Stamm in einem Sommer — gröbere Transportwege und -kräfte notwendig sind. Ähnliches ist ja auch schon von verschiedenen Seiten angenommen worden. Ich möchte hier nur darauf hinweisen, daß solche gleichzeitigen und entgegengesetzten Strömungen

die sich auf die Frage ausreichender Leitfähigkeit der Siebröhren, besonders ausreichender Durchlässigkeit der Siebporen für Druckströmungen von Flüssigkeit beziehen. Es ergab sich folgendes:

1. Bau der Siebröhren und Siebporen: Die Ansicht SCHUMACHERS, der Bau der Siebporen stehe mit der Druckstromlehre in Widerspruch, beruht auf Irrtum und ist unrichtig. Die Kontinuität des Protoplasmas in den Siebröhren durch die Siebporen hindurch ist allgemein, auch für die Koniferen und Pteridophyten, nachgewiesen und anerkannt. Die Röhrennatur der Plasmaverbindungen in den Siebporen ist von ersten Siebröhrenforschern genau beschrieben und abgebildet und auch später nicht widerlegt. Sie ist aber nicht einmal notwendig für Druckströmungen durch die Siebporen, da solche auch bei jedem anderen möglichen Bau der Siebporen und Plasmaverbindungen möglich sind. Besonders wird auf die Strömungen in Pilzfäden hingewiesen, die ohne durchlaufende Vakuolenverbindungen als typische Druckströmungen des Plasmas verlaufen und die mittlere Geschwindigkeit der Assimilatwanderung bei Nadelbäumen erreichen, ohne daß der Tonoplast ein Hindernis bildete.

Nicht ganz geklärt ist noch die Frage, ob in der reifen Siebröhre der Plasmabelag gegen den Siebröhrensaft durch einen semipermeablen Tonoplasten abgegrenzt ist oder nicht. Wenn ein solcher fehlt, wie es nach neueren Untersuchungen wahrscheinlich ist, so ergibt sich eine wesentliche Vereinfachung und Erleichterung des Verständnisses für die auf anderem Wege nachgewiesene Durchlässigkeit der Siebporen für die Druckströmung des Siebröhrensaftes.

2. Ausfluß von Siebröhrensaft aus Wunden: Entgegen der Behauptung SCHUMACHERS sind die Erscheinungen, die beim Ausfluß von Siebröhrensaft aus angeschnittenen Siebröhren zu beobachten sind, vollgültige Beweise dafür, daß die Siebröhren für Druckströmungen von Lösungen auf beliebige Strecken ausreichend durchlässig sind. Daß

---

auch schon unmittelbar beobachtet worden sind, nämlich in Pilzfäden. Mehrere Forscher, deren Beobachtungen durch BULLER bestätigt und erweitert wurden, beobachteten bei Rhizopus nigricans in der Mitte der Pilzfäden eine Strömung des vakuolisierten Plasmas in einer Richtung, während eine dünne, peripherische Schicht von Plasma gleichzeitig in entgegengesetzter Richtung strömte (BULLER, Fig. S. 79). Die zentrale Strömung ist, wie die späteren Untersuchungen von JAHN u. a. an verschiedenen Pilzen ergaben, zweifellos eine echte Druckströmung. Bei den Druckströmungen nach HAGEN-POISEUILLE bleibt, wie schon ausgeführt wurde, stets eine äußerste, an der Wand adhärierende Flüssigkeitsschicht in Ruhe. In dieser Schicht sind offenbar Stoffbewegungen unabhängig von der Hauptströmung möglich, wenn auch natürlich nur in geringen Mengen.

der Saftausfluß nicht auf pathologischer Durchstoßung der Siebporen beruht, wie SCHUMACHER annimmt, und daß er nicht auf örtliche Kontraktion der Siebröhren begrenzt ist, beweist das von mir festgestellte Nachströmen des Saftes auf meterlange Strecken vom Wundrand und die Wiederholung des Ausflusses bei wiederholten Verletzungen.

3. Im Holzkörper der Nadelhölzer herrschen beim Transpirationsstrom die gleichen Geschwindigkeiten wie in den Siebröhren beim absteigenden Assimilatstrom, obwohl die Poren in den Schließhäuten der Tracheiden, die vom Transpirationsstrom passiert werden müssen, durchweg submikroskopisch klein sind, zweifellos kleiner als die Siebporen der gleichen Baumarten.

Eigene vergleichende Filtrationsversuche an Laub- und Nadelholzsprossen ergaben, daß die Schließhäute des Nadelholzes trotz der submikroskopischen Enge ihrer Poren keinen größeren Widerstand bieten als die groben Wanddurchbrechungen in den Querwänden der Tracheen der Laubhölzer. Ebensowenig braucht die Enge der Siebporen ein Hindernis gegen ausreichende Saftströmungen in den Siebröhren zu sein, wenn nur die übrigen Strömungsbedingungen ausreichen. Überschlägige Berechnungen nach dem HAGEN-POISEUILLE'schen Strömungsgesetz ergaben, daß die Ausmaße der Siebröhrenlumina und der Siebporen, wenn man überall die wahrscheinlichsten Werte einsetzt, bei den vorhandenen Triebkräften sehr wohl ausreichen für die erforderlichen und tatsächlichen Strömungsgeschwindigkeiten des Siebröhrensaftes, sowohl bei den Angiospermen wie bei den Gymnospermen.

Literatur.

ABBE and CRAFTS, Phloem of White Pine and other Coniferous species. Bot. Gaz. **100,** 695—722 (1939). — BERGER, Das Wasserleitungssystem von krautigen Pflanzen, Zwergsträuchern und Lianen in quantitativer Betrachtung. B. B. C. **48,** 1. Abt., 363 (1931). — BIRCH-HIRSCHFELD, Untersuchungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit gelöster Stoffe in der Pflanze. J. f. wiss. Bot. **59,** 171 (1929). — BULLER, Researches on Fungi, **V,** London 1933. — BURGEFF, Parasitismus, Wasserbewegung und Stofftransport. Z. f. Bot. **23,** 589—608 (1930). — CRAFTS, Sieve tube structure and translocation in the potato. Plant Physiol. **8,** 81 (1933). — Ders., Further studies on exudation in cucurbits. Ibid. **11,** 63—79 (1936). — Ders., Translocation in plants. Ibid. **13,** 791—814 (1938). — Ders., The relation between structure and function of the phloem. Amer. Jour. of Bot. **26,** 172—177 (1939). — Ders., Movement of viruses, auxins and chemical indicators in plants. Bot. Review, **5,** 471—504 (1939). — CURTIS, The translocation of solutes in plants. New York and London 1935. — Ders. and SCOFIELD, A comparison of osmotic concentrations of supplying and receiving tissues and its bearing on the Münch hypothesis of the translocation mechanism. Amer. Jour. of Bot. **20,** 502—512 (1933). — DIXON and GIBBON, Bast-sap in plants. Nature **130,** 661 (1932). — EWART, On the ascent of water in trees. Phil. Transact. Roy. Soc. London Ser. B. **198,** 41 (1906). — Ders., The ascent of water in trees. (Second paper.) Ibid. **109,** 341 (1908). — FARMER, On the quantitative differences in the water-conductivity of the wood in trees and shrubs. Proceed. Roy. Soc. London Ser. B. **90,** 218 (1919). — FISCHER, A., Neue Beiträge

zur Kenntnis der Siebröhren. Leipzig 1886. — Fischer, H., Untersuchungen über die Stickstoffwanderung in der höheren Pflanze. Z. f. Bot. **30,** 450–488 (1936). — Frenzel, Über die Porengrößen einiger pflanzlicher Zellmembranen. Planta **8,** 644 (1929). — Frey-Wyssling, Dynamik des Saftergusses aus turgeszenten Kapillaren. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **42,** 254—283, (1933). — Grehn, Untersuchungen über Gestalt und Funktion der Sporangienträger bei den Mucorineen, II. Teil: Der Wasser- und Stofftransport. J. f. wiss. Bot. **76,** 167—207 (1932). — Hemenway, Studies on the phloem of the dicotyledons. II. The evolution of the sieve-tube. Bot. Gaz. **55,** 236 (1913). — Hill, The histology of the sieve-tubes of Pinus. Ann. of Bot. **15,** 575 (1901). — Ders., The histology of the sieve-tubes of Angiosperms. Ann. of Bot. **22,** 245 (1908). — van den Honert, On the Mechanism of the Transport of Organic Materials in Plants. Proc. Kon. Akad. Wet. Amsterdam **35,** 1104—1111 (1932). — Huber, Gesichertes und Problematisches in der Wanderung der Assimilate. (Vortrag.) Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **59,** 181 (1941). — Ders., Hundert Jahre Siebröhren-Forschung. Protoplasma **29,** 132—148 (1937). — Ders., Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. J. f. wiss. Bot. **88,** 176—242 (1939). — Huber, Schmidt u. Jahnel, Untersuchungen über den Assimilatstrom I., Tharandter Forstl. Jahrb. **88,** 1017—1050 (1907). — Hunt and Garratt, Wood preservation. New York 1938. — Jahn, Über Wachstum, Plasmaströmung und vegetative Fusionen bei Humaria leucoloma Hedw. Z. f. Bot. **27,** 193—250 (1934). — Küster, Die Pflanzenzelle. Jena 1935. — Lundegardh, Zelle und Cytoplasma. Handbuch der Pflanzenanatomie von K. Linsbauer, 1. Abt. 1. Teil. Berlin 1922. — Münch, Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena 1930. — Ders., Ergänzende Versuche über Stoffbewegungen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **50,** 407—426 (1932). — Ders., Versuche ü. Wege und Richtungen d. Stoffbewegungen im Baum. Forstwiss Centralbl. **59,** 305 u. 337 ff (1937). — Palm, Zur Kenntnis des Phloems der Filicales. Bot. Archiv, **38,** 37 (1937). — Pfeiffer, Die Verteilung der osmotischen Werte im Baum, Flora N. F. **32,** 1—47 (1937/38). — Riedl, Bau und Leistungen des Wurzelholzes. J. f. wiss. Bot. **85,** (1937). — Rouschal, Untersuchungen über die Protoplasmatik und Funktion der Siebröhren. Flora N. F. **35,** 135—200 (1941). — Schmidt, Bau und Funktion der Siebröhre der Angiospermen. Jena 1917. — Schumacher, Untersuchungen über die Lokalisation der Stoffwanderung in den Leitbündeln höherer Pflanzen. J. f. wiss. Bot. **73,** 770—823 (1930). — Ders., Über Eiweißumsetzungen in Blütenblättern. Ibid. **75,** 581–608 (1931). — Ders., Untersuchungen über die Wanderung des Fluoresceins in den Siebröhren. Ibid, **77,** 686–732 (1933). — Ders., Untersuchungen über die Wanderung des Fluoresceins in den Haaren von Cucurbita Pepo. Ibid. **82,** 507–533 (1936). — Ders., Weitere Untersuchungen über die Wanderung von Farbstoffen in den Siebröhren Ibid. **85,** 422–449 (1937). — Ders. u. Halbsguth, Über den Anschluß einiger höherer Parasiten an die Siebröhren der Wirtspflanzen. Ein Beitrag zum Plasmodesmen-Problem. Ibid. **87,** 324–355 (1938). — Sperlich, Das trophische Parenchym. B. Exkretionsgewebe. Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie. 1. Abt. 2. Teil, Band IV. Berlin 1939. — Stamm, The capillary structure of soft-wood, Journ. Agricult. Research **38,** (1929). — Ders., The effect of changes in the equilibrium relat. vapor pressure upon the capill. struct. of wood. Physics **6,** (1935). — Strasburger, Über den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena 1891. — Ders., Die Siebtüpfel der Coniferen in Rücksicht auf Arthur W. Hill's soeben erschienene Arbeit: The histology of the Sieve-Tubes of Pinus. Bot. Zeitg. **60,** 49–53 (1902). — Ders., Botanisches Praktikum. 3. Auflg. Jena 1897. 5. Auflg. 1913. — Ternetz, Protoplasmabewegungen und Fruchtkörperbildung bei Ascophanus carneus Pers. J. f. wiss. Bot. **35,** 273 (1900). — Topcuoglu, Die Verteilung des Zuwachses auf die Schaftlänge der Bäume. Tharandter Forstl. Jahrbuch **91,** 485 (1940). — Walter u. Weismann, Über die Gefrierpunkte und osmotischen Werte lebender und toter pflanzlicher Gewebe. J. f. wiss. Bot. **82,** (1936). — Went, Transport of inorganic ions in polar plant tissues. Plant Physiology **14,** 365–369 (1939).

Moosgesellschaften des höheren Schwarzwaldes.

Von **Th. Herzog.**

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Jena.)

Jeder erfahrene Florist — und dies gilt für den Bryologen genau so wie für den „höheren" Botaniker — ist in der Lage, aus dem Vorkommen einer charakteristischen Art auf das einer Reihe anderer und aus ihrer Kombination auf bestimmte Standortseigenschaften zu schließen, umgekehrt aber auch aus gewissen Standortseigentümlichkeiten das Auftreten bestimmter Arten vorauszusagen. Man schließt daraus mit Recht auf das reelle Bestehen bestimmter Pflanzengesellschaften (im Gegensatz zu einer zufälligen Mischung von Arten). Derart charakteristische, prognostisch verwertbare Elemente wird man also mit R. GRADMANN als „Leitarten" bezeichnen, weil sie uns gewissermaßen leiten bei der Auffindung der höheren Einheit, der Gesellschaft. Daß dies möglich ist, beruht auf gewissen Gesetzmäßigkeiten, nach denen sich der Aufbau jeder Pflanzengesellschaft vollzieht und die mit der Zeit zum Erkenntnisgut jedes aufmerksamen Beobachters werden. Denn er schult an zahllosen Beobachtungen seinen Blick und erwirbt sich dabei jenes „Fingerspitzengefühl", das ihn bei seinen Felduntersuchungen wesentlich unterstützt und davor bewahrt, aus zufälligen „Fehlkombinationen" von Arten falsche Schlüsse zu ziehen und geschlossene, im Gleichgewicht befindliche, charakteristische Verbände mit solchen zu verwechseln, die erst im Aufbau begriffen, noch nicht ins Gleichgewicht gekommen, oder durch irgendwelche gewaltmäßige, meist menschliche, Einflüsse aus dem Gleichgewicht geraten sind. Dieses „Gefühl" befähigt ihn, aus einer großen Zahl von Einzelbeobachtungen eine kleinere Zahl von Gesellschaftstypen abzuleiten, in deren Artenlisten all das enthalten ist, was in regelmäßiger Wiederholung am gleichen Standort sich zusammenzufinden pflegt.

Der Standort ist hier also das zuerst bestimmende Element. Er wählt unter den zufliegenden oder zugetragenen Keimen diejenigen aus, die ihm gemäß sind, und steuert sie über eine Reihe von Sukzessionen in das endgültige Gleichgewicht, in dem sich eine Dauergesellschaft befindet. Dies ist allerdings ein Idealfall, in dem alles reibungslos verläuft. Schon der Standort selbst ist ja so vielfältig variiert, daß man

nicht erwarten kann, überall die Idealgesellschaft verwirklicht zu sehen. Nur die Grundzüge, auf denen sich dann alle Abwandlungen vollziehen, sind fest, und sie aus dem wechselvollen Bild der Pflanzenverbände herauszuerkennen, bedarf eben des geschulten Blickes. Der Inhalt solcher Verbände muß ja durchaus nicht in jedem Einzelfall verwirklicht sein. Was wir da in natura finden, wird sich sogar meist als Fragment einer solchen Idealgesellschaft erweisen. Trotzdem können auch diese Fragmente auf Grund ihrer gemeinsamen Lebensbedingungen und des hohen Grades ihrer Voraussagbarkeit als reelle, natürliche Ausschnitte aus einem gemeinsamen Biotop aufgefaßt und charakterisiert werden.

Wenn ich nun in nachfolgender Studie einen Versuch unternehme, die Beobachtungen von etwa 45 Jahren bryologischer Arbeit auszuwerten, so geschieht dies weniger aus eigenem Antrieb, als auf Drängen von Fachkollegen, die es als wünschenswert und zeitgemäß erachten, daß wenigstens einmal ein Anfang mit der Zusammenstellung solcher Kleinbiotopen gemacht werde, auch wenn sich daraus noch kein System entwickeln läßt.

Ich bin mir selbst durchaus bewußt, daß ich nur Vorläufiges, keinesfalls Endgültiges bieten kann — und dies ist auch der Grund für mein Zögern —, schon weil meine hier mitgeteilten Aufzeichnungen sich auf einen eng beschränkten Raum, nämlich das Naturschutzgebiet um den Feldberg im Schwarzwald beziehen, wenn ich auch darin Beobachtungen aus andren Gebieten verwertet habe. Da der gleiche Biotop oft weit verbreitet und nur faziell (im Sinn einer geographisch bedingten Sondertönung) gelegentlich verschieden ist, so daß die im Schwarzwald gewonnenen Schlüsse wohl auf alle mitteleuropäischen Gebirge anwendbar sind, wird er nach seinen Leitarten von jedem geübten Bryologen sofort wiedererkannt werden.

Die Moosgesellschaften oder -verbände, die ich im folgenden zu charakterisieren versuche, entsprechen etwa den „Sozionen“ und „Consozionen“ der Du Rietz'schen Schule. Ich fühle mich aber an diese Terminologie keinesfalls gebunden, und zwar ebensowenig wie an irgendwelche andre in die Literatur eingeführte Bezeichnungen, die wohl für einen gegebenen Fall recht bequem sein mögen, in ihrer stark hierarchischen Prägung aber die ständige Gefahr einer unerwünschten Schematisierung in sich bergen[1]).

Für eine ganze Anzahl solcher Verbände sind zwar schon Namen mit der beliebten Endung -etum geschaffen worden, und ich habe mich

1) R. Gradmann hat sich darüber unmißverständlich ausgesprochen, und ich schließe mich seinen Ausführungen vorbehaltlos an.

selbst solcher Namen wie „Stegonietum“ der Kalkalpen, „Scapanietum paludosae“ (K. Müller) usw. bedient. Da aber im allgemeinen diese Art der Namensbildung für Pflanzenverbände höherer Ordnung, wie z. B. „Fageta, Querceta, Pineta, Brometa“ usw., gebraucht wird, hielte ich es für glücklicher, einfach z. B. von einem *Stegonia*verband oder einer *Hylocomium proliferum-Ptilium*-Gesellschaft u. ä. zu sprechen. Ich persönlich werde mich wenigstens hier der völlig neutralen Bezeichnung „Gesellschaft“ oder „Verband“ bedienen. Sie hat den Vorzug, in keiner Weise der Konstruktion eines soziologischen Systems vorzugreifen[1]).

Und ich betone ausdrücklich, daß ich auch mit der Anordnung oder Zuordnung meiner Moosverbände durchaus keine system-soziologischen Ziele verbinde. Ich will nichts als die Bausteine zu einem solchen System liefern und diese Bausteine so formen, daß sie als wohl definierte Individuen nachher in dieses System eingefügt werden können. Sie sollen auf ihren Inhalt so analysiert und nach ihren Vorkommensbedingungen so charakterisiert werden, daß sie jeder an Ort und Stelle trotz ihrer ungeheuren Mannigfaltigkeit der Zusammensetzung und oft innigen mosaikartigen Durchdringung zu erkennen vermag.

Trotzdem wird nichts leichter sein, als an jeder dieser aufgestellten Einheiten Kritik zu üben. Denn keine derselben kann in ihrem Inhalt so vollständig erfaßt werden, daß nicht da und dort ein Zusatz oder eine Abänderung möglich wäre. Ich hielt es nämlich für untunlich, jedesmal auch die zufälligen Einsprengungen aus Nachbarbeständen oder von Allerweltsmoosen, die meist nur anthropogenen Einwirkungen bzw. Verbandsfälschungen entspringen, zu notieren, da sie für ihre Charakterisierung gänzlich bedeutungslos sind und vom Kenner sofort als Fremdelemente erfaßt werden können. Sie spielen zwar in den üblichen Standortslisten, z. T. als „Differentialarten“, oft eine ungebührlich wichtige Rolle. Ich kann aber den Wert einer solchen übertriebenen „Vollständigkeit“ unter keinen Umständen anerkennen. Die versuchte Charakteristik wird dadurch nur heillos verwässert. Ich habe mir daher das Recht genommen, durch Auswahl der wesentlichen Anteile die Cha-

1) Dabei räume ich gerne ein, daß in manchen Fällen, nämlich wenn die Moose die unbedingte Dominanz in einer Gesellschaft haben, ohne weiteres der Gebrauch eines Namens auf -etum — z. B. *Polytrichetum sexangularis* für eine sehr charakteristische Schneetälchen-Gesellschaft — berechtigt wäre. Und es kann auch sein, daß ich mich, schon der Kürze wegen, einmal einer solchen Bezeichnung bedienen werde. Das hat mit meiner grundsätzlichen Einstellung zur Namensgebung nichts zu tun und kann auch zu keinem sachlichen Mißverständnis führen. Eine Verstimmung der Nomenklaturfanatiker muß ich dann notfalls auf mich nehmen.

rakterzüge eines Verbandes prägnanter herauszuarbeiten. Dies bedeutet natürlich in gewissem Sinn eine Abstraktion, und sie kann daher, wenn Willkürlichkeit der Auswahl ausgeschlossen sein soll, nur von einem erfahrenen Bryologen geübt werden. Du Rietz sagt zwar mit Recht, daß jede Phytocoenose eine konkrete Population sei. Da wir aber zur besseren Übersicht stets etwas vereinfachen müssen, und zwar durch Weglassung zufälliger, also gänzlich uncharakteristischer Elemente, so findet dabei doch, wenn auch ungewollt, eine Abstraktion statt. Das heißt aber noch nicht, daß diese so handlicher zugehauenen Bausteine selbst abstrakte Größen sein müssen.

Für die Beurteilung der Standortsverhältnisse von Moosgesellschaften ist wesentlich zu beachten, daß die Moose nicht tiefer im Boden, sondern höchstens ganz oberflächlich am Boden haften. Wurzelsysteme besitzen die Moose überhaupt nicht, und ihre Rhizoiden dringen, abgesehen von den an Rhizomen entspringenden Rhizoidfilzen der Polytrichen, bestenfalls nur in die obersten Millimeter des Bodens ein. Die Moosrasen und Teppiche sind daher fast ausschließlich auf das atmosphärische Wasser angewiesen und schaffen sich meist durch die besonderen Eigenschaften ihres Zusammenschlusses und ihrer davon abhängigen kapillaren Wasserspeicherungsleistungen den oft weitgehend von der Bodenunterlage verschiedenen Standortscharakter selbst. Trotzdem sind sie ausgezeichnete Bodenzeiger. Die Bodenreaktion dürfte freilich in den meisten Fällen mehr für die Sporenkeimung, bzw. Neuansiedlung, als für die spätere Erhaltung am Standort ausschlaggebend sein. Felsmoose und die Moose der Moorgesellschaften und Wassermoose machen insofern eine Ausnahme, als sie durch ihre enge Verbindung mit dem Bodenwasser, bzw. der Reaktion ihrer Unterlage ständig unter der Wirkung ihres Substrates stehen. Dasselbe gilt auch noch für manche andere Typen, wie z. B. Ackermoose.

Trotzdem ist es der Standort als Summe der Lebensbedingungen, der die Moosgesellschaft bedingt. In manchen Fällen wird man daher zur Benennung der Biocoenose den Standort selbst und nicht eine dem Bestand ausschließlich zukommende Art wählen, denn solche ausschließliche Arten können in dem betreffenden Biotop recht selten sein und erscheinen mir daher trotz ihrer Gesellschaftstreue zur Charakterisierung ungeeignet. Sie gehören zwar, wenn sie vorkommen, immer diesem Verband an. In 9 von 10 Fällen aber fehlen sie ihm, weil sie eben selten sind. Man wird die Gesellschaft trotzdem als solche erkennen, weil auch die nicht ausschließlichen Arten ihr vorzugsweise angehören und die Kombination der Arten, je mehr Glieder sie umfaßt, um so

charakteristischer wird. Ich möchte dies am Beispiel eines sehr leicht erkennbaren, standortsfesten Verbandes erläutern.

Auf faulen Baumstrünken in feucht schattiger Lage, also vorzugsweise in Gebirgslagen, finden wir einen Moosverband, dessen häufigste, man kann beinahe sagen konstante, Charakterart *Georgia pellucida* ist. Es wäre also verlockend, diese Gesellschaft als Georgia-Verband zu bezeichnen. Nun tritt aber *Georgia* im Sandstein unsrer Mittelgebirge an vielen Stellen fast ebenso häufig auf dem stark wasserhältigen, feinkörnigen Fels in feuchten Schluchten, hier aber in andrer Artkombination auf, woraus sich die Notwendigkeit ergeben würde, auch für diese sonst wesentlich andersartige Gesellschaft die Bezeichnung Georgia-Verband zu wählen. Wenn wir nun in dieser Verlegenheit die regelmäßig — wenn auch nicht in allen Einzelfällen — mit *Georgia* auf morschen Baumstrünken gefundenen Moose auf ihre Eignung zur Namensgebung prüfen, so stehen uns weiter zur Verfügung: *Dicranodontium denudatum*, *Dicranum fuscescens*, *Lophocolea heterophylla*, verschiedene kleine *Cephalozien*, wie *C. bicuspidata*, *media* und *leucantha*, *Lophozia ventricosa*, *porphyroleuca* und *incisa*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Nowellia curvifolia*, *Riccardia palmata*, *Scapania umbrosa* und *Ptilidium pulcherrimum*, ferner hier und da als Ubiquisten *Brachythecium salebrosum*, *Dicranum scoparium* u. ä. Eignen sich nun diese Arten besser als *Georgia pellucida* zur Benennung? Die zum Schluß genannten Ubiquisten kommen natürlich gar nicht in Betracht. Aber auch *Dicranodontium* z. B. ist auf feuchten Felsen wohl ebenso häufig wie auf faulem Holz und dort oft in weit mächtigerer, eventuell reiner Rasenbildung anzutreffen, also genau so wenig geeignet wie *Georgia*. *Lophocolea heterophylla* ist zwar auf morschem Holz weitaus häufiger als auf jedem andern Substrat und fast immer anzutreffen, aber auch auf andern Substraten, wie Waldboden, an Mauern usw. zu finden. Das gleiche gilt für *Blepharostoma trichophyllum* und *Cephalozia bicuspidata*. Die letztere ist beinahe Ubiquist und am häufigsten auf sandig-lehmigem Waldboden. Exclusiver sind *C. media* und *leucantha*, aber vergleichsweise so selten, daß auf 100 Biotope mit *Georgia* vielleicht nur 10 mit *C. leucantha* oder *C. media* entfallen. *Lophozia ventricosa* ist zwar sehr häufig und allgemein auf faulem Holz verbreitet, im Gebirge gewöhnlich in der *var. porphyroleuca*, aber längst nicht immer mit *Georgia* vergesellschaftet. *Ptilidium pulcherrimum* ist nur selten auf faulem Holz, fast immer auf Baumrinde zu treffen. Als ganz ausschließlich auf faulem Holz vorkommend bleiben *Scapania umbrosa*, *Nowellia curvifolia* und *Riccardia palmata*. Aber ihre Eignung zur Benennung unsres Biotops ist sehr

zweifelhaft. Denn *Scapania umbrosa* ist nur der höheren Bergwaldstufe eigen, während der durch *Georgia* gekennzeichnete Verband in allen Höhenstufen bis zur alpinen Waldgrenze vertreten ist. In tieferen Lagen umgekehrt ist *Riccardia palmata* besonders häufig, aber trotz Standortstreue durchaus nicht überall auf faulem Holz zu finden, also ebensowenig geeignet. *Nowellia* schließlich ist zwar durch alle Höhengürtel des Bergwaldes verbreitet, aber im ganzen zu selten, um zur Charakterisierung des Verbandes geeignet zu sein. Denn auch hier, wie bei den angeführten Cephalozien, würden auf 100 faule Strünke mit *Georgia* bestenfalls 2—3 mit *Nowellia* entfallen. Dies soll durch die folgenden willkürlich herausgegriffenen Aufnahmen belegt werden.

Georgia pellucida	5	4—5	4	2	1	1	5	1	2	2	
Dicranodontium denudatum		4	3		1						
Dicranum fuscescens										4	×
„ scoparium			×			×					×
Brachythecium salebrosum			×								
Dolichotheca silesiaca	in diesen 11 Probeflächen nicht erfaßt										
Lophocolea heterophylla	2	1	1	3	1				2		
Cephalozia bicuspidata		2	2	1	2		1	1			
„ leucantha	in diesen 11 Probeflächen nicht erfaßt										
„ media		1	1	1							
Lophozia ventricosa				2			3			2	
„ porphyroleuca					2			2			
„ guttulata	in diesen 11 Probeflächen nicht erfaßt										
„ incisa				1							
Blepharostoma trichophyllum		2	1	1	1	×	1	2	×		
Lepidozia reptans				×			×				
Nowellia curvifolia						5					
Scapania umbrosa					2		1				
Riccardia palmata					1			3			
„ latifrons	in diesen 11 Probeflächen nicht erfaßt										
Calypogeia trichomanes bzw. suecica										1	
Ptilidium pulcherrimum				1		1					
(Icmadophila aeruginosa) Flechte!	2						1				
Hypnum cupressiforme											5

Auch wenn ich diese Liste, die ich einem Bergwaldausschnitt am Feldberg entnehme, bis 100 weiterführte, käme ich vermutlich nicht mehr als 3 mal auf *Nowellia*, während *Scapania umbrosa* vielleicht 10—15 mal auftreten würde. Unter diesen 100 Fällen würde aber umgekehrt kaum ein einziges Mal *Georgia* vermißt. Man könnte sich danach doch versucht fühlen, trotz aller berechtigten Einwände den Verband nach *Georgia* zu benennen; um aber nicht von vorneherein Anlaß zu unfruchtbaren Kontroversen zu geben, ziehe ich mich, wie anfangs vorgeschlagen, auf die Plattform einer neutralen Namensgebung zurück und nenne den Verband die Moosgesellschaft des faulen Holzes (bzw. fauler Strünke und Baumleichen).

Bei der Auswertung obiger Liste erhalten wir für *Georgia*, die in beinahe allen Probeflächen vertreten ist, den höchsten Konstanzwert,

für *Dicranum fuscescens* einen sehr niederen, obgleich seine Gesellschaftstreue (wenigstens im Schwarzwald) beinahe vollkommen ist. Am nächsten kommt in seiner Konstanz *Blepharostoma* mit etwa 80%. Dehnte man jedoch die Untersuchung auf eine größere Zahl von Probeflächen aus, so könnte sehr leicht für diese wie für manche andre Art des Verbandes die Konstanzzahl anwachsen. Die Zahl für *Nowellia*, die zwar eine Charakterart und die gesellschaftstreueste ihrer Vertreter ist, bleibt nur deswegen so nieder, weil sie auf ein bestimmtes sehr frühes Reifestadium des faulenden Holzes beschränkt ist (vgl. Sharp S. 269 u. 273).

Die Dominanzwerte schwanken außerordentlich. Sie erreichen für *Georgia*, *Dicranodontium*, *Dicranum fuscescens* und *Nowellia* die höchsten Beträge. Wenn man nach ihren sehr gleichartigen Lebensbedingungen die kleinen *Cephalozien* als Biotyp zusammenfaßt und ihre Flächen addiert, so erreichen auch diese — zusammen — einen hohen Dominanzwert.

Diese Moosgesellschaft der faulen Baumstrünke und Stämme eignet sich nun wie kaum eine zweite auch zur dynamischen Betrachtung. Die bisherige Darstellung hielt sich an die vorhandenen, also in diesem zeitlichen Querschnitt stabilen Verhältnisse. In Wirklichkeit gehört aber unsre Moosgesellschaft, entsprechend der raschen Veränderung ihres Wohnplatzes, zu den labilsten Moosverbänden. So können die verschiedenen Varianten, die größtenteils auf die verschiedenen Reifezustände des vermodernden Holzes zurückzuführen sind, als lauter Sukzessionsstadien einer Gesellschaft angesehen werden, deren Climaxstadium überhaupt nichts mehr mit dem Anfangsstadium zu tun hat, da auch das charakteristische Substrat, das vermodernde Holz, allmählich verschwindet. Die Endstadien werden also schließlich völlig verdrängt durch die benachbarten Verbände ihres größeren Lebensraumes. In den Wäldern des höheren Schwarzwaldes ist es der *Hylocomium proliferum - Pleurozium*-Verband oder eine seiner Varianten, der am Ende die Erbschaft antritt. Aber auch die frühen Sukzessionschritte sind oft sehr schön zu verfolgen, und man kann dabei in der Artenliste der Gesellschaft die Vertreter der Erst-, der Folge- und der Endsiedlung gut auseinanderhalten. Als Erstsiedler (aber längst nicht immer!) haben wir schon *Nowellia* und (ausnahmsweise) *Ptilidium pulcherrimum* kennen gelernt. Auch *Lophocolea heterophylla* gehört — wohl als häufigste — dazu. Sie werden meist durch die Lebermoosgesellschaft der Kleingestalten von *Cephalozia*- und *Lophozia*arten verdrängt, zu denen auch *Blepharostoma trichophyllum*, *Riccardia palmata* und *Scapania umbrosa* hinzutreten. Dann folgt das Stadium von *Georgia* (sie kann auch früher, ohne Vorläufer, auftreten) und schließlich, oft von der Oberfläche der Strünke

ausgehend, *Dicranodontium* und *Dicranum fuscescens* (auch *D. scoparium*). An einer Stelle beobachtete ich dieses Stadium mit 100%iger Dominanz von *Dicranodontium* in Form eines zentralen Polsters und davon auf dem Boden ausstrahlenden Bändern, wobei das Zentrum von einem völlig zerfallenen Baumstrunk, die Streifen von Resten der nach allen Richtungen oberflächlich ausstrahlenden Wurzeln gebildet waren. Dieses Endstadium war deswegen so klar erhalten, weil in nächster Nähe der Hylocomiumverband fehlte. An andren Stellen kommt es nicht zu einer so klaren Trennung. Da treffen wir diesem Endstadium bereits die vordringende Hylocomiumgesellschaft beigemengt; so z. B. ist *Dicranum fuscescens* meist im Verein mit *Rhythidiadelphus loreus* anzutreffen. In ähnlicher Weise können auch *Hylocomium proliferum*, *Pleurozium Schreberi*, *Bazzania trilobata* usw. sich der zerfallenden Stümpfe bemächtigen und in kürzester Zeit die Reste unserer oben geschilderten Soziation unterdrücken. In andern Waldtypen oder bei etwas anderer Zusammensetzung der Moosdecke können auch andre Verbände die Erbschaft antreten, z. B. *Hypnum cupressiforme*, *Thuidium tamariscinum* usw.[1]).

Welche besonderen Ansprüche die im Bergwald auf faulem Holz sporadisch auftretende *Buxbaumia indusiata* stellt, konnte ich bisher nicht herausfinden.

Das Kleinklima des hier ausführlicher geschilderten Moosverbandes zeichnet sich durch Schattenlage, ausgeglichene Temperaturen und hohe Luftfeuchtigkeit aus, das Substrat selbst durch gute Wasserführung. Exakte Messungen liegen noch nicht vor. Es ist aber anzunehmen, daß selbst in Trockenperioden, die den Waldboden in der Umgebung und seine Moosdecke weitgehend austrocknen lassen, die Oberfläche der Stümpfe — dank der bis in die Tiefe mit Wasser schwammartig vollgesogenen Holzmodermasse — noch lange mit einer Luftschicht von hohem relativen Wassergehalt überdeckt ist.

Ich stelle nun im folgenden, unter Gliederung nach Standortstypen, die im Feldberggebiet von mir unterschiedenen Moosgesellschaften (im Sinn kleinster Biotope) in möglichst natürlicher Reihenfolge zusammen.

Quellmoor-, Flachmoor- und Hochmoorverbände.

1. Das Quell- und Hangmoor.

(Hauptentwicklung in subalpiner Lage über der Waldgrenze).

Wasserzügiger Boden mit meist überschüssigem, an der Oberfläche abrinnendem Wasser, Oberflächenschicht humos, oft dunkler bis schwarzer

1) Im Buchenwald der untersten Bergwaldstufe kann die ganze Serie überhaupt anders beschaffen sein. So pflegt z. B. in der Umgegend von Jena *Georgia* fast ganz zu fehlen. Dafür finden wir die alten Baumstümpfe vorwiegend mit *Mnium cuspidatum* überzogen.

Rasen- und Mooshumus, in den Quellen niedere Wassertemperaturen, aber auf der Hangoberfläche durch die Sonne rasch erwärmt, im allgemeinen nährstoffarm. Die Sumpfmoorbildung ist nur auf flachen Stellen vollkommen. Am Gehänge wird durch das Schmelzwasser die Oberfläche immer wieder zerstört, in Stücke zerlegt und von kleinen Rinnen unterbrochen, in denen der Untergrund — oft Felsplatten — bloßgelegt oder die Rinnen mit feinsandigen und humusdurchsetzten Sinkstoffen ausgefüllt werden. Je nach dem Grad der Wasserbewegung werden die Lebensbedingungen verschieden ausfallen. Manche dieser entblößten Stellen sind in den Sommermonaten teilweiser Austrocknung ausgesetzt oder führen nur ein oberflächliches Gerinnsel, aus dem sich kleine Steine und die darauf sitzenden Moospolster erheben. Diese Verschiedenheiten geben Anlaß zur Ausbildung wechselvoller Soziationen, die oft mosaikartig ineinandergreifen.

An höheren Pflanzen stocken hier hauptsächlich verschiedene Seggen, *Eriophorum polystachyum*, *Juncus bufonius* und *squarrosus*, *Parnassia palustris*, *Viola palustris*, *Pedicularis silvatica*, *Epilobium palustre* und *E. anagallidifolium*, *Bartschia alpina*, *Sweertia perennis*, *Potentilla tormentilla*, *Polygala serpyllifolia* und an den Quellen und Wasserläufen selbst das Cardamineto-Montion mit *Caltha palustris*.

Es lassen sich in einer natürlichen Reihenfolge, nach dem Wasserhaushalt geordnet, fünf Moosgesellschaften, z. T. mit Varianten, unterscheiden. 1. der Scapanienverband (Scapanietum paludosae K. Müller), 2. der Philonotis seriata-Bryum Schleicheri latifolium-Verband, 3. der artenreiche Mischverband der Quellaustritte am Hang, 4. der Philonotis fontana-Campylium stellatum-Verband, 5. der Sphagnumverband.

1. Der **Scapanienverband** (= Scapanietum paludosae K. Müller).

Vorherrschend sind *Scapania paludosa*, *Sc. paludicola* (örtlich *Sc. uliginosa*), *Sc. undulata*, dazu als häufige Begleitmoose *Anisothecium squarrosum*, *Philonotis seriata*, *Calliergon stramineum* und *Drepanocladus purpurascens*. K. Müller hat im Wasser dieser Sumpflöcher besonders tiefe Temperaturen festgestellt. pH beträgt nach dem gleichen Autor 6,3 (17).

2. Der **Philonotis seriata-Bryum Schleicheri latifolium**-Verband.

Er ist gekennzeichnet durch ein Maximum an freien Wasserläufen. Die Moosrasen, zu denen sich außer den beiden verbandstreuen Charakterarten fast stets noch *Anisothecium squarrosum* gesellt und mit seinen breiten, üppig schwellenden hellgrünen Rasen in Wettstreit tritt,

halten sich ziemlich rein von andern Beimischungen. Als Variante dazu ist ein gleicher Verband mit Hinzutreten des noch exclusiveren *Mniobryum albicans var. glaciale* zu betrachten.

Von Begleitmoosen sind zu nennen: *Scapania paludicola, Sc. paludosa, Sc. irrigua, Sc. undulata, Bryum Duvalii, Drepanocladus purpurascens* und *Calliergon stramineum.* K. Müller (17) hat in diesem Verband durchwegs höhere Wassertemperaturen gemessen.

3. Der **artenreiche Mischverband,** an Quellaustritten.

a) auf kalkfreiem Boden: *Anisothecium squarrosum, Scapania undulata, Sc. dentata, Alicularia scalaris, Eucalyx obovatus, Haplozia Breidleri* (nur örtlich), *Harpanthus Flotowianus, Chiloscyphus polyanthus, Philonotis seriata, Pellia Neesiana, fo. erecta, Hygrohypnum ochraceum* (die meisten Arten nur örtlich und in verschiedener Kombination).

b) Variante bei alkalischer Reaktion des Wassers. — Habituell oft hervortretend als Farbflecke mit einem Stich ins Ockergelbe, selten. — Leitmoos *Cratoneuron falcatum* und *C. commutatum,* meist begleitet von sterilen Bryen, wohl *B. ventricosum* und *B. bimum.* Sie lassen schon aus der Entfernung Quellaustritte erkennen. An einer Stelle statt der beiden genannten Cratoneuren *C. decipiens.*

4. Der **Philonotis fontana → alpicola - Campylium stellatum**-Verband.

Stagnierende Wasserversorgung. Weniger reine Moosgesellschaft mit viel Sauergräsern und Binsen, sowie Sumpfkräutern wie *Pedicularis silvatica, Viola palustris, Parnassia, Bartschia* usw. Durch Moorwasser am Grund durchfeuchtet, an der Oberfläche oft austrocknend.

Als Begleiter der beiden Charakterarten: *Calliergon stramineum, Calliergonella cuspidata, Drepanocladus exannulatus, Eucalyx obovatus, Lophozia Floerkei var. Naumannii, Aulacomnium palustre* und einige *Sphagna.*

5. Der **Sphagnum**-Verband.

Vorwiegend aus *Sphagnum acutifolium, compactum, teres, pulchrum, robustum, rufescens, contortum* und *palustre.* Die echten Hochmoorsphagna fehlen.

Standortsbedingungen: Moorboden, geringe Hangneigung, längere ungestörte Entwicklung.

Eingesprengt finden sich *Aulacomnium, Philonotis fontana, Calliergon stramineum,* etliche aus ihrem natürlichen Verband verirrte *Scapanien, Eucalyx obovatus, Calypogeia* spec. und *Mylia anomala,* sowie zahlreiche andre Lebermoose in meist vergeilten sterilen Sprossen.

Im Anschluß an die besprochenen Moosgesellschaften des Quell- und Hangmoores und mit jeder derselben gelegentlich verzahnt, weil

durch Oberflächenerosion immer sich erneuernd, begegnen wir häufig einem Moosverein, den ich nach seinem Standortscharakter kurz als „Hygrosabuletum" bezeichnen möchte. Wo sich in den subalpinen und hochmontanen Quell- und Hangmooren die Gras- und Moosnarbe nicht fest über den Boden geschlossen hat und im Gerinne des ablaufenden Wassers sich Steine, Feingrus, Sand, aber auch fein geschlämmter Rohhumus absetzen, siedelt eine ziemlich unscheinbare, aber in ihrer Zusammensetzung recht charakteristische Gesellschaft von Moosen, zu denen auch mehrere von engstem Verbreitungsraum und spärlichster Entfaltung gehören.

Ihr bunt gescheckter Mosaik verdankt die auffälligsten Farben der auf Steinen und Grobgrus vorzugsweise sich ausbreitenden dunkelgrünen *Blindia acuta* und den in allen Tönen von Purpur prangenden Rasen von *Scapania dentata*, *Drepanocladus revolvens* und *D. purpurascens*, deren Lebensbereich durch das oft üppige Wachstum des leuchtendgrünen *Anisothecium squarrosum* und das braungelbe *Sphagnum compactum* eingeengt wird. Auch andre Sphagnen, wie *Sph. acutifolium*, können sich am Aufbau dieser Säume beteiligen. Gefestigtere Stellen der Einschnitte hat sich *Alicularia scalaris* oft fast restlos erobert und hier, je nach Licht- und Feuchtigkeitsbedingungen, sehr verschiedene Formen ausgebildet. An Orten geringster oberflächlicher Wasserbewegung finden sich die exklusivsten, in manchen Jahren äußerst spärlichen Arten *Haplomitrium Hookeri* und *Riccardia incurvata*. Diese beiden letzteren sind an Plätze mit lange währender Schneebedeckung gebunden. *Haplomitrium* selbst ist wegen seiner sehr oberflächlichen Anheftung am Substrat gegen jede Wasserbewegung sehr empfindlich und daher nur an sehr wenigen Stellen den örtlichen Standortsbedingungen gewachsen. — Im Hygrosabuletum fand ich einmal auch äußerst spärlich *Splachnum pedunculatum*, das durch seine kümmerliche Entwicklung das offenbar sehr wenig gedüngte Substrat verriet. Die Pflänzchen saßen unmittelbar auf feuchtem Sand, auf dem vermutlich vorher ein Kuhfladen gelegen hatte.

2. Das Flachmoor.

Auf Talböden und Verlandungsstellen.

Der Drepanocladus-Campylium stellatum-Verband.

Er gehört vorwiegend dem Flachmoor an, wird aber auch unter dem Einfluß nährstoffreichen Wassers am Rand der Hochmoore (Laggbildung) getroffen. Als Begleitmoose sind neben einigen unter 5 der vorhergehenden Verbandsreihe genannten Sphagnen und besonders *Sphag-*

num subsecundum und *recurvum* noch *Calliergon stramineum*, *Calliergonella cuspidata*, *Thuidium delicatulum*, *Philonotis fontana*, *Bryum ventricosum*, *turbinatum* und *Duvalii*, *Mnium Seligeri*, *Climacium dendroides*, *Dicranum Bonjeani* und *D. scoparium*, sowie spärliche Beimengungen von gewöhnlichen Waldmoosen wie *Pleurozium* und *Rhythidiadelphus squarrosus*, ganz selten auch *Hypnum pratense* und *Scorpidium scorpioides*, zu finden.

Unter den Drepanocladen ist besonders *D. exannulatus* zu nennen. Es fehlen aber auch nicht *D. fluitans* und *D. revolvens*, aber das eigentliche „Hypnum-Flachmoor" ist um den Feldberg in typischer Entwicklung nur sehr bescheiden vertreten. Lebermoose treten in diesem Verband nicht hervor. Sie beschränken sich auf unscheinbare Einsprengungen.

3. Das Hochmoor.

In keiner Moorgesellschaft kommt den Moosen eine so große Bedeutung zu wie in den Hochmooren, deren Aufbau sich zum größten Teil durch das Emporwachsen und die lange, ungestörte Aufeinanderschichtung der Torfmoose (Sphagna) vollzieht. Auch physiognomisch wird das Hochmoor durch die bunten Farben der hochgewölbten Sphagnumpolster beherrscht. Da aber nicht die Sphagna allein, sondern auch noch andre Moose in ökologisch wohlgeschiedenen Verbänden das Hochmoor bewohnen, so müssen hier eine Anzahl von natürlichen Assoziationen unterschieden werden.

1. Die **Sphagnumverbände.**

a) Die Sphagna der Bulte.

Die Lebensbedingungen dieses Biotyps sind gekennzeichnet durch das dystrophe, nur von Niederschlägen gespeiste Wasser des Substrates bzw. Lebensraumes und dessen niedrigen pH-wert (pH 3,4 —5). In diesen zu hohen, schwellenden Kissen aufgebauten Sphagnumbeständen spielen die erste Rolle *Sphagnum magellanicum*, *rubellum*, *acutifolium* und *fuscum*, da und dort auch *Sph. contortum* und *papillosum*. Die buntscheckige Farbe der Polster, unter denen besonders das Rot von *Sph. magellanicum* und *rubellum* hervorsticht, verleiht dem Hochmoor sein landschaftlich reizvolles Kolorit. Den Sphagnumpolstern eingenistet finden wir allgemein *Dicranum Bergeri* und *Aulacomnium palustre*, von Lebermoosen fast ausschließlich *Mylia anomala*, *Lepidozia setacea* und einige kleine, oft vergeilte *Cephalozien*.

b) Sphagna der Moorschlenken.

Im Feldberggebiet pflanzengeographisch von besonderem Interesse ist *Sph. Dusenii*. Ferner ist hier mengenmäßig von überragender Be-

deutung *Sph. cuspidatum*, *Sph. recurvum* mit Varietäten und *Sph. molluscum* (nur fleckweise). Andre Arten, wie *Sph. plumulosum* und *Warnstorfii* kommen in a und b gemeinsam vor, von Lebermoosen *Cephalozia fluitans*. Auch *Drepanocladus fluitans* und *exannulatus* findet man oft in den Schlenken untergetaucht.

c) Die Sphagna des Hochmoorrandes (Lagg) und der Übergangsmoore. Füllwasser oligotroph, pH 5—6.

Hier dominieren *Sph. recurvum* und *subsecundum* mit gelblichen bis bräunlichen Farbtönen, in deren Begleitung das fast stets grüne *Sph. cuspidatum*, *Sph. contortum* und *acutifolium* gefunden werden. Es mengen sich bei: *Bryum ventricosum*, *Mnium Seligeri*, *Aulacomnium palustre*, *Philonotis fontana*, *Dicranum Bonjeani* und als große Seltenheit *Webera sphagnicola*.

2. Der **Gymnocolea inflata-Verband der schwarzen Moorschlenken.**

Er findet sich in den mit breiiger Torfmudde gefüllten Löchern zwischen den Sphagnumpolstern. Beim Sinken des Wasserstandes (in trockenwarmen Perioden) kann er ganz trockengelegt werden und bildet dann rein schwarzgrüne Überzüge, die neben sich nur vereinzelten kleinen *Cephalozien* und der allgegenwärtigen *Mylia anomala* Entwicklungsmöglichkeit bieten.

Der Lophozia Floerkei-Verband der Schlenken ist nur eine Variante des Gymnocolea-Verbandes, die entweder mit demselben gemeinsam oder stellenweise (auf dem Zweiseenblickmoor) in seiner Vertretung erscheinen kann. Er wird charakterisiert durch Massenwuchs von *L. Floerkei* var. *Naumanni*. Die Begleitmoose sind dieselben.

3. Der **Dicranella cerviculata-Campylopus piriformis-Verband**

bewohnt nur den nackten Torf, der entweder durch natürliche Abtragung bzw. Oberflächenerosion oder bei der Gewinnung des Brenntorfes durch Abstiche freigelegt wurde. An solchen Abstichflächen und -kanten erreicht dieser Verband oft die fast ausschließliche Herrschaft. In der Begleitung finden sich meist nur kleine *Cephalozien*, *Mylia anomala* und *Odontoschisma* und Anflüge des eventuell in Sukzession auftretenden *Polytrichum strictum* und *P. gracile;* auch *Webera nutans* var. *longiseta* und an stark ausgetrockneten Stellen *Ceratodon purpureus* gehören in diese Gesellschaft.

Als Variante hierzu können Bestände gelten, in denen neben den erwähnten Moosen *Marchantia polymorpha* auftritt und gelegentlich rasch die Oberhand gewinnt.

4. Der **Polytrichum strictum-Verband.**

Dieser zeigt den Beginn der Austrocknung der Mooroberfläche an. Sein Leitmoos findet sich in mächtigen festen Bülten, die wie kleine Hügel aus den Sphagnumkissen emporragen, und teilt seinen Platz fast nur mit Strauchflechten, wie *Cladonia rangiferina* und *Cetraria islandica*, zwischen denen regelmäßig auch *Pleurozium Schreberi* anzutreffen ist. Als seltnere Art begegnen wir im gleichen Verband auch *Polytrichum gracile*. Nach vollständiger Trockenlegung des Moores können *Polytrichum juniperinum* und P. piliferum von größeren Flächen Besitz ergreifen. Dieser Verband bildet den bevorzugten Wurzelort für *Calluna* und die ersten Bergkieferkuscheln.

Um diesen Hochmoorassoziationen nicht unverhältnismäßig mehr Raum als den anderen Moosgesellschaften zuzugestehen, also lediglich wegen der Wohlausgewogenheit der absichtlich kurz, mehr skizzenhaft gedachten Darstellung, habe ich mich auf das Nötigste beschränkt. Für unser Gebiet um den Feldberg hat A. Schumacher (21) auf Grund eingehenderer und zwar auf die Hochmoorgesellschaften spezialisierter Untersuchungen sehr ausführliche und instruktive Beschreibungen gegeben, aus denen ich besonders auf seine Bemerkungen über die Lagg-Gesellschaften hinweisen möchte, also jene Vernässungszonen am Rand des Hochmoors, wo sich infolge der Mischung nährstoffreicherer Wässer mit dem Moorwasser buntgemischte und rasch wechselnde Verhältnisse einstellen. Die von ihm angeführten Beispiele erweisen die Unausgeglichenheit der Lagg-Gesellschaften, in denen sich Vertreter von Wiesen- und Quellmooren, Sumpfwäldern und Hochmooren zusammenfinden.

Bachufer- und Wassermoosgesellschaften.

1. Der **Brachythecium rivulare-Rhacomitrium aciculare-Verband.**

Auf dem Blockwerk der Bachufer, im Spritzwasserbereich gelegen, bei Hochwasser überflutet, in den trockenen Sommermonaten aber weit über die Wassergrenze herausragend, besiedelt dieser Verband, zu dem noch eine größere Anzahl mehr oder weniger regelmäßiger Begleiter gehört, fast alle Ufer rasch fließender Bäche und Bächlein des Schwarzwaldes, von der Waldgrenze bis in die Talschluchten hinab. Wo sein Bereich unmittelbar an den Fichtenwald stößt, dringt zwar der Hylocomienverband auf höheren Blöcken oft bis zum Ufer vor und quillt in üppigen Polstern von den überhängenden Block- und Felsrändern bis über das Wasser vor. Es ist aber stets unverkennbar, daß hier zwei völlig verschiedene Moosgesellschaften, im geschilderten Extremfall übereinander geschichtet, in andern mosaikartig mit einander verzahnt, vorliegen.

Bei der Unzahl von isolierten Siedlungsplätzen, als welcher jeder einzelne Block anzusehen ist, kann unmöglich erwartet werden, daß auf jedem Fleck die beiden Charakterarten auch immer vorkommen oder gar dominant wären. Oft sind es statt ihrer nur irgendwelche, aber ebenfalls für diese Gesellschaft bezeichnende Begleitmoose, die wir an andern Orten neben den beiden Haupttypen treffen, so *Brachythecium plumosum* und *B. populeum*, *Ctenidium molluscum* var. *subplumiferum*, *Dichodontium pellucidum*, *Platyhypnidium rusciforme*, *Schistidium alpicola* var. *rivulare*, *Chiloscyphus pallescens* und *Madotheca Cordaeana*, *Mnium punctatum* und *M. hornum*, *Hygrohypnum palustre* var. *subsphaericarpon* und *H. ochraceum*, *Bryum alpinum*, *B. bimum*, *ventricosum* und *pallescens*.

In dieser Gesellschaft lassen sich noch zwei Varianten unterscheiden: Dem oberen Bergwaldgürtel angehörig, wennschon unter örtlichen Bedingungen in manche Schluchttäler absteigend, ist ganz allgemein eine Hygrohypnum dilatatum-Scapania undulata-Facies ausgebildet, deren Dominante diese beiden Moose sind. Ihnen gesellt sich, und zwar faciestreu, die auf den Feldberg beschränkte *Haplozia cordifolia*, mit ihren schwärzlichen untergetauchten Rasen eine sehr eindrucksvolle Erscheinung. Noch extremer subalpin ist ein arktisch-alpiner Begleiter, *Hygrohypnum arcticum*, das auf die Zastlerwand beschränkt bleibt.

Eine zweite Facies ist die des *Hygrohypnum Mackayi*. Sie ist auf die mittleren Lagen der südlichen Schwarzwaldtäler begrenzt und wegen ihrer ozeanischen Tönung ein geographisch sehr bemerkenswertes Assoziationselement. Ihm entspricht im nördlichen Schwarzwald das Auftreten des typischen *Hygrohypnum eugyrium* und *Hyocomium flagellare*, das übrigens auch eine Fundstelle im südlichen Schwarzwald hat.

Von den genannten Moosen vertragen die meisten eine lange Überflutung. Sie sind dementsprechend auch geeignet, ausgesprochen flutende Formen zu bilden und als eigentliche Wassermoose die ständig unter Wasser getauchten Teile des Bachbettes zu bewohnen. Hier gesellen sie sich den echten Wassermoosen, welche eine eigene Gesellschaft bilden.

2. Der **Fontinalis-Verband.**

Die Leitmoose dieser Wassergesellschaft sind die drei *Fontinalis*-arten *F. antipyretica*, *gracilis* und *squamosa*, von denen die letzte als eigentliches Montanelement zu werten ist, doch nur recht vereinzelt vorkommt. Überhaupt kann von einer Dominanz der *Fontinalis*arten nur selten gesprochen werden. Wesentlich häufiger sind *Brachythecium*

rivulare mit seinen Formen um var. *cataractarum* und *Platyhypnidium (Rhynchostegium) rusciforme*. Vereinzelter ist das Vorkommen von *Amblystegium fluviatile* und *Schistidium alpicola* var. *rivulare*. In einer hochmontanen Facies spielt das schon aus der Bachufergesellschaft bekannte *Hygrohypnum dilatatum* mit seinen Begleitern *Scapania undulata* und stellenweise *Haplozia cordifolia* die wichtigste Rolle.

Unter dem Einfluß kalkhaltigen Quellwassers kann sich auch eine besondere *Cratoneuron*-Facies einstellen, die von dem flutenden *Cratoneuron irrigatum*, einer extremen Wasserform des *Cratoneuron commutatum* beherrscht wird, so im Zastlerloch, wo in der Nähe an den Quellen selbst *Cratoneuron commutatum* beobachtet wird.

Als subalpine Ufergesellschaft, an überspülten Felsplatten und triefenden Felsstufen können wir noch als gut umgrenzte Lebensgemeinschaft den Blindia acuta-Verband angliedern. Ihm gehören neben *Blindia* eine Anzahl bunter *Scapanien*, wie *Sc. undulata*, *dentata*, *subalpina*, *irrigua* und *nemorosa* var. *Jörgenssenii*, *Alicularia scalaris*, *Marsupella aquatica*, *Haplozia sphaerocarpa*, *Rhacomitrium protensum*, *Fissidens osmundoides* und *adiantoides* und *Bryum ventricosum* an.

Waldbodengesellschaften der Fichtenwaldstufe.

1. Der **Hylocomien-Verband.**

Der Hylocomienverband ist jene Moosgesellschaft, die in der Besiedlung des Gebirgsfichtenwaldbodens eine überragende Rolle spielt und hier auf Skelettböden zu fast ausschließlicher Herrschaft gelangt. Er bildet jenen Moosteppisch, der in allen Tönen des Grün und in der Fichtenwaldstufe des Schwarzwaldes (überhaupt der mitteleuropäischen Gebirge) als zusammenhängende, polsterartig dicke Decke lückenlos Tausende von Quadratmetern überziehen kann. Seine Wachstumsfreudigkeit, die ein Ausdruck des Optimums seiner Lebensbedingungen ist, kann so weit gehen, daß die Moosrasen auch über Baumstümpfe und am Grund der Bäume emporwachsen, ja selbst breitere Lücken im groben Blockwerk des Hanges überbrücken. Ja, man kann sogar sagen, daß dies überhaupt der einzige Moosverband ist, der zu solcher Leistung fähig ist, wodurch er sich seine beherrschende Stellung in der Bodenschicht und besonders auf dem Blockschutt der Hänge im höheren Bergwald geschaffen hat.

Seine wichtigsten Bestandteile sind *Hylocomium proliferum*, *H. umbratum*, *Rhythidiadelphus loreus*, *Pleurozium Schreberi*, *Ptilium crista castrensis* und *Drepanocladus uncinatus*, die in wechselnder Dominanz und Häufigkeit ein buntes Mosaik zusammensetzen. Von diesen

können *Hylocomium proliferum*, *Rhythidiadelphus loreus* und *Pleurozium Schreberi* als konstant und dominant bezeichnet werden. Je feuchter der Standort und je ungestörter die Entwicklung seiner Vegetation, desto häufiger das Auftreten von *Ptilium crista castrensis*, das aber nur selten größere reine Decken bildet, sondern mehr nesterweise in Beständen von höchstens 1—2 Quadratmeter Ausdehnung auftritt. Am willkürlichsten scheint *Drepanocladus uncinatus* verteilt. Seine Vorliebe gilt dem überspringenden Rand gröberer Blöcke in besonders feuchter Lage, z. B. kleinen Bacheinrissen, wie übrigens auch *Ptilium* in solchen Hangeinschnitten häufiger wird. *Hylocomium umbratum* macht nur ganz selten reine Rasen und findet sich meist in kleinen Siedlungen zwischen *Hylocomium proliferum*, *Ptilium* und *Rhythidiadelphus* eingebettet, auch ist sehr deutlich seine rasche Abnahme mit dem Absteigen an den Hängen zu beobachten. Sein eigentliches Revier ist der oberste Bergwaldgürtel. Der wenigst charakteristische Partner in dieser Gesellschaft ist *Pleurozium Schreberi*, das fast die Bezeichnung eines Waldubiquisten, fast sogar eines Kosmopoliten verdient, da es z. B. sogar in den Hochkordilleren von Columbien und Bolivien auf den Paramos (anmooriges Busch- und Grasland des Nebelgürtels) wieder erscheint. Es kann in stark nadelnden und mit einer Trockentorfdecke versehenen Stangenwäldern fast reine Decken bilden. Diese sind dann stets das Anzeichen äußerster Artenarmut und trivialer Artzusammensetzung. Als weitere fast konstante Begleiter, doch von geringerem Deckungsgrad, sind zu nennen *Dicranum scoparium*, *Polytrichum attenuatum* und *Plagiochila asplenioides* var. *major* (beide nur selten dominant). Beinahe reine Bestände von größerer Ausdehnung kenne ich nur von *Rhythidiadelphus loreus*. Allerdings dürfte es sich dann immer um Neubesiedlung irgendwie, wohl meist durch wirtschaftliche Maßnahmen, veränderter Böden handeln. Hier kann dieses sich rasch ausbreitende Moos vor den andern Arten einen Vorsprung gewinnen. Im Hinblick auf diese gerade im Schwarzwald beobachtete Dominanz war es mir um so verwunderlicher, daß gerade *Rh. loreus* in dem sonst typisch und üppigst ausgebildeten *Hylocomietum* des Rosannatals bei St. Anton (Tirol) fast vollkommen zu fehlen und dort durch *Rh. triqueter* ersetzt zu sein scheint[1]). Auch im Feldberggebiet kommt diese Art, selbst in höheren Lagen, noch da und dort vor, tritt aber gegenüber *Rh. loreus* ganz in den Hintergrund. Es wird erst im unteren Bergwaldgürtel häufiger und bekommt dort das Übergewicht über *Rh. loreus*, indem es namentlich in jungen Dickungen,

1) Auch in andern Alpengebieten fand ich *Rh. loreus* in Fichtenwäldern durch *Rh. triqueter* vertreten.

an Wegböschungen, längs kleinen Wasserläufen usw. oft in üppigen, bis zu 20 cm tiefen Rasen zu finden ist. Umso auffallender ist es, daß diese Art gerade wieder im Latschengürtel der Nordalpen als Bodendecke eine hervorragende Rolle spielt.

Obwohl die pH-Werte im Hylocomienverband zwischen 6 und 3,8 schwanken, also immer im sauren Bereich liegen, kann er auch im Kalkgebirge weite Ausdehnung erlangen. Die Voraussetzung dafür ist eine genügende Rohhumusbildung über dem Gestein, die durch eine reichliche Nadelschütte gebildet wird und so ein sekundäres, in ihrem pH-Wert von der Gesteinsunterlage sehr stark abweichendes Substrat liefert. In den meisten Fällen hat die Moosdecke überhaupt mit dem Boden keinen Zusammenhang mehr, sondern liegt ihm nur locker auf. *Hylocomium proliferum*-Decken, an denen man gelegentlich bis zu 12 übereinander geordnete Jahrestriebe in bester Erhaltung zählen kann, gehen nach unten, immer mehr verrottend, in eine mehr oder weniger mächtige Humuslage über, die in alten Beständen von den eigenen Resten aufgebaut ist. Ähnliches finden wir bei vielen anderen Decken- und Polstermoosen, die im Altersstadium keine direkte Verbindung mehr mit dem Substrat besitzen.

In manchen Fichtenwaldtypen, besonders auf sehr nährstoffarmen Böden, z. B. also auf dem Buntsandstein des nördlichen Schwarzwaldes, aber auch in den Buntsandsteingebieten am Nordrand des Thüringerwaldes und vielen anderen Orten, stellt sich eine örtliche Abwandlung des Hylocomienverbandes mit sehr reichlicher Beimischung oder gar Dominanz von *Bazzania (Mastigobryum) trilobata* ein. Dieses wohl stattlichste einheimische Lebermoos gehört nach Bartsch (1, 2) zu den treuesten Fichtenwaldbewohnern und wird von ihm als Leitmoos für Fichtenwaldböden angesehen. Er hat daher für den am reinsten entwickelten Fichtenwald die Braun-Blanquet'sche Bezeichnung „*Mastigobryeto-Piceetum*" verwendet. Einen gleichwertigen Platz als untrüglichem Leitmoos des Fichtenwaldes räumt er *Rhythidiadelphus loreus* ein. Auch er gibt aber zu, daß dieser Typ im südlichen Schwarzwald verhältnismäßig selten sei. Ich kenne ihn um den Feldberg von vielen Orten, kann ihn aber nur als Bazzania-Variante des Hylocomienverbandes werten, um so mehr als ich von der Fichtenwaldtreue der *Bazzania trilobata* nicht überzeugt bin. Ich habe wenigstens auf der dem Feldsee vorgelagerten Moräne in ganz typischer Buchenwaldgesellschaft (mit weniger Fichte als Beimischung) sehr schön entwickelte *Bazzania trilobata* gesammelt, also gerade auf einem Boden, der nach der Nomenklatur von Bartsch dem „*Acereto-Fagetum*" zugehört. Es

ändert dies natürlich nichts an der Tatsache, daß *Rhythidiadelphus loreus* und *Bazzania trilobata* auch im Schwarzwald oft — und zwar meist in typischen Fichtenwäldern — eng miteinander verbunden sind. Überall kommen eben Überschneidungen vor, die die Schärfe der Gesellschaftsgrenzen verwischen.

Gleichfalls in den Hylocomienverband einzubeziehen und vielleicht als Variante zu bezeichnen sind jene nur sehr eng örtlich begrenzten Flecke, die statt *Dicranum scoparium* das viel exclusivere und im Schwarzwald nur im oberen Bergwaldgürtel auftretende *Dicranum majus* enthalten. Fast immer kündet das Erscheinen dieser stattlichen Art eine besonders artenreiche Lokalität an. Man findet es meist an besonders ungestörten Stellen über Blockwerk am Fuß höherer, triefender oder wenigstens immer feuchter Felsen, fast immer im Verein mit *Plagiothecium undulatum*, *Hylocomium umbratum* und *Ptilium*. Diese aparte Gesellschaft könnte daher mit gleichem Recht auch dem *Plagiothecium undulatum*-Verband zugerechnet werden.

2. Der **Plagiothecium undulatum-Verband.**

Obwohl fast stets dem Hylocomienverband zugesellt, ist diese auch physiognomisch so auffallende Moosgesellschaft doch wohl als eigener Verband zu betrachten. Einmal deshalb, weil er an manchen Orten wirklich in reiner, deckenartiger Ausbildung auftritt, dann aber auch hauptsächlich deswegen, weil er, dynamisch betrachtet, eine beachtenswerte Selbständigkeit und Konkurrenzfähigkeit entwickeln kann. Ich kenne am Feldberg Stellen, wo ganz deutlich *Plagiothecium undulatum* in fortschreitender Invasion Hylocomienverbände allmählich überwächst und schließlich völlig unterdrückt, so daß sich dann die mattsilbern glänzenden, aus flachen Schuppenbändern gewobenen Decken über mehrere Quadratmeter ausdehnen können. Man dürfte da fast von einer natürlichen Sukzession sprechen, obwohl der Hylocomienverband im allgemeinen als die Endstufe der Fichtenwald-Bodenschicht anzusehen ist. Denn in den meisten Fällen gliedert sich *Plagiothecium undulatum* in den Hylocomienverband ein und bildet nur eine zeitliche Variante dieser charakteristischen Gesellschaft. Die besonderen Bedingungen, die ein solches Überhandnehmen von *P. undulatum* ermöglichen, sind mir nicht bekannt. Ich könnte mir nur vorstellen, daß der Zufall dabei eine gewisse Rolle spielt, in der Form z. B., daß im Hylocomienverband an einer Stelle durch Rutschung, Ausbrechen von Blöcken oder ähnliche Vorgänge eine Lücke entstand. War diese einem kräftig entwickelten Nest von *P. undulatum*, wie sie sich, namentlich mit *Ptilium*

zusammen, öfters dem Hylocomienverband eingesprengt finden, benachbart, so konnte es leicht geschehen, daß die horizontal weiterwachsenden Bänder des *Plagiothecium* des neu geschaffenen Siedlungsplatzes sich rascher als andre Arten bemächtigten und so zur örtlichen Dominanz gelangten. Immerhin kann der reine *Plagiothecium undulatum*-Verband nur als Sonderfall im Moosteppich des Bergwaldes gelten. Meist gehört die Art zu den exclusiveren, wenn auch in Lagen über 1000 m allgemein verbreiteten Hylocomienbegleitern. Die Ozeanität seines Verbreitungsareals ist bekannt.

3. Der **Polytrichum commune-Verband.**

Überall, wo der Bergwald in Mulden mehr oder weniger eben verläuft und der Boden blockfrei eine kräftige Humusschicht trägt, ist er, dem niederschlagsreichen Klima des Gebietes und der geringen Wasserbewegung an der Oberfläche entsprechend, fast dauernd gut durchfeuchtet. Dies ist der Standort der *Polytrichum commune*-Bestände, die in hohen, dunkelgrünen, stilreinen Rasen oft weithin lückenlos den Boden überziehen. Tief versinkt der Fuß in diesen Miniaturwäldern der starr senkrecht aufgerichteten, mit strahlenartig spreizenden Blättern besetzten Sprosse, deren wunderbar regelmäßiger Abstand gerade eine volle Entfaltung der angefeuchteten Nadelblätter gestattet. Diesem Teppich eingebettet treffen wir meistens *Equisetum silvaticum* und stellenweise *Lycopodium annotinum*, seltener *Listera cordata*. Da und dort verzahnt er sich mit den Schwammpolstern der noch enger an die Ränder der schmalen Wassergerinnsel gedrängten Sphagnumverbände, die wiederum eine eigene und weitverbreitete Moosgesellschaft des wassergetränkten Waldbodens bilden. Den Standort beider, sowohl des Polytrichum- wie des Sphagnumbestandes können wir kurz als Waldmoor bezeichnen, wennschon auch quellige und anmoorige Böden für ihre Ausbreitung genügen. Zahlreiche Waldmoose können sich hierbei als Begleiter einfinden, ohne jedoch die Einförmigkeit der großen Polytrichumrasen wesentlich aufzulockern oder etwa als charakteristische Bestandteile gelten zu können.

An den Rändern der kleinen Rinnsale, die die Wasser aus den Fichtenwaldmooren sammeln und abführen, findet man gelegentlich einen Moosverband, der weit überwiegend aus *Mnium hornum* und *Pellia epiphylla* zusammengesetzt ist. Er wird an sumpfigen und quelligen Stellen von dem weiter unten zu schildernden *Mnium undulatum-Trichocolea*-Verband abgelöst, bekleidet also vorwiegend die steilen Anschnitte des anmoorigen, humusreichen Bodens.

4. Der **Sphagnum Girgensohnii-squarrossum-centrale-Verband.**

Für die meisten Sphagnumarten kann der Spezialist trotz der ganz allgemeinen Verbreitung dieser Gattung auf Moorboden einen engeren Standortsbereich angeben, der im wesentlichen durch die pH-Verhältnisse charakterisiert wird. Hierüber liegen schon viele Berichte vor, und ich verweise dafür hauptsächlich auf die Arbeiten von H. Paul (20). Die bezeichnendste Sphagnumgesellschaft der anmoorigen Fichtenwälder besteht nun aus den oben genannten drei Arten, die in ihrem bleichen Grün fast völlig miteinander übereinstimmen. Nirgends trifft man die buntscheckigen Torfmoosrasen der offenen Hochmoore. Am häufigsten ist von ihnen *Sphagnum Girgensohnii*, das sich auch an besonders feuchten Stellen dem Hylocomienverband beigesellen und hier sogar Felsblöcke oder alte verrottete Baumstümpfe überwölben kann. Seine reinen Rasen können mehrere Quadratmeter zusammenhängend bedecken und auch auf austrocknenden Flächen dank der starken Schwammwirkung ihres dichten Gefüges sich sehr wohl fühlen. Höhere Ansprüche ans Wasser erheben *Sph. centrale* (im Habitus sehr an *Sph. palustre* erinnernd) und namentlich *Sph. squarrosum*, letzteres mit seinen oft sehr locker gestellten Sprossen das stattlichste unter den einheimischen Sphagna. Es liebt besonders stark durchnäßte Rieselstellen auf schwarzem Humus, säumt also gern die Ränder der Abzugsrinnen im Waldmoor. Ein Begleiter dieser Sphagnumgesellschaft ist *Mnium punctatum* var. *elatum*. Auf den austrocknenden Waldtorfböden, die von Sphagnen nur noch *Sph. Girgensohnii* tragen, nisten auch häufig die gewölbten Kissen des Weißmooses, *Leucobryum glaucum*. Sie zeigen alle einen sauren, nährstoffarmen Boden an. Auch *Dicranum undulatum* findet sich hier stellenweise in der trockenen Nadelstreu. In ähnlicher Weise stockt es auch in oft tiefen Rasen in der Nadelschütte der Kiefernwälder um Jena — trotz unterliegendem Muschelkalk! —

5. Die **Moosverbände des verarmten Fichtenwaldbodens.**

Über weite Strecken hin liegt dichte Nadelschütte und Reste des genutzten Besenreises. Hier gedeiht nur noch eine flache Decke von *Pleurozium Schreberi*, oft vergesellschaftet mit *Hypnum cupressiforme* und sehr reichlich durchsetzt mit größeren frischgrünen Polstern von *Dicranum scoparium*, das auch auf den stark verrotteten Baumstümpfen und über entblößten Erdstellen horstet, in ähnlicher Weise, wie auch *Polytrichum attenuatum*, das immer freien Mineralboden anzeigt und daher nur fleckweise verteilt ist. Auch *Lepidozia reptans* kann hier Erdblößen überziehen. Ubiquisten verschiedener Art, regellos einge-

sprengt, beweisen den weiten Abstand von ursprünglichen Verhältnissen und den depravierenden Einfluß übermäßiger Nutzung. Zu diesen „Ubiquisten" gehört besonders *Webera nutans*, ferner der hier fast stets sterile *Ceratodon purpureus*, der dem Anfänger so viel Rätsel aufgibt. Fragmente des Hylocomienverbandes lassen erkennen, daß es sich um einen weitgehend verarmten Wirtschaftswaldtyp handelt. Da sich der Bryologe nicht gerne mit diesem trivialen Moosverein beschäftigt, dürfte seine Artenliste allerdings wohl etwas unterschätzt werden.

Frischerde (-Mineralboden-) Moosgesellschaften.

1. Der **Pellia epiphylla-Catharinaea-Verband.**

An frisch lehmigen Wegausschnitten, Bachrinnen, Rutschstellen, deren hohe Beweglichkeit keine ungestörte längere Entwicklung der Moosdecke gestattet, stellt sich eine sehr charakteristische Gesellschaft raschwüchsiger Moose ein. Nach ihren auffallendsten und dynamisch erfolgreichsten Vertretern nenne ich sie Pellia-Catharinaea-Verband. Es macht dabei keinen wesentlichen Unterschied, daß örtlich *P. Neesiana*, ja sogar *P. borealis* an Stelle der *P. epiphylla* treten können. Ihre Standortsbedingungen sind sehr ähnlich. In diesem Frühstadium gesellen sich nur wenige andre Moose und diese nur spärlich hinzu, so z. B. *Scapania nemorosa*, *Dicranella heteromalla* und *Plagiochila asplenioides*. Kommen solche Stellen zur Ruhe, so nehmen die Begleitmoose rasch überhand, und das Mosaik der Moose kann überraschend reich werden. Zu diesen Nachsiedlern gehören außer den schon genannten Begleitmoosen *Pogonatum aloides*, *Alicularia scalaris*, *Cephalozia bicuspidata*, *Calypogeia Trichomanes*, *Mnium undulatum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Rhodobryum roseum* und *Lophocolea bidentata*, wobei die 4 letzteren als Vorbereiter des aus der Nachbarschaft eindringenden Hylocomienverbandes gelten können, während die 4 ersten einen länger stationären Zustand anzeigen und sich namentlich mit *Dicranella heteromalla*, *Lepidozia reptans* und *Scapania nemorosa* verbinden. Die Bodenbeschaffenheit ist an all diesen Stellen anfangs äußerst feinkörnig und bindig, zäh wasserhaltig und bei stärkerer Böschung schlickartig fließend.

2. Der **Pogonatum aloides-Verband.**

Dieser könnte vielleicht auch als Variante des Pellia-Catharinaea-Verbandes angesehen werden, da viele seiner Begleitmoose mit jenem übereinstimmen. Doch macht er in tiefen Schattenlagen der Wälder, wo er besonders an flachen oder schwach geböschten Kahlstellen auf jenen Erdflecken mit Vorliebe auftritt, wo eine dünne Rohhumuslage

sich breitet, einen ziemlich selbständigen Eindruck. Er erhält seine eigene Note durch Hinzutritt von *Diphyscium sessile*, das gewöhnlich mit einem Überhandnehmen von *Calypogeia Trichomanes* und *Lepidozia reptans* einhergeht. Gerade diese zwei Verbände, der *Pellia-Catharinaea-* und der *Pogonatum aloides*-Verband, lassen sehr schön erkennen, wie zwei Moosgesellschaften gleitend ineinander übergehen können, wobei häufig, aber nicht immer, die eine als Sukzession der andern auftritt. Der *Pogonatum aloides*-Verband zeigt also immer reifere, oder richtiger verarmte, Böden an.

3. Der **Mnium undulatum-Trichocolea-Verband.**

Ebenfalls mit dem Pellia-Catharinaea-Verband durch natürliche Sukzession, jedoch unter abweichendem Verlauf, verbunden, ist der *Mnium undulatum-Trichocolea*-Verband an die Nähe fließenden Wassers, besonders quelliger Stellen, geknüpft und säumt daher vorzugsweise die kleinen Bachrinnen im Bergwald. Seine wichtigsten Begleiter sind *Thuidium tamariscinum* und *delicatulum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Brachythecium rutabulum*, *Rhodobryum roseum*, *Rhythidiadelphus triqueter*, *Lophocolea bidentata*, *Scapania nemorosa*, *Riccardia multifida*, *R. pinguis*, *Fissidens adianthoides* und die Fetzen des langsam zurückgehenden *Pellia-Catharinaea*-Verbandes. In der gleichen Gesellschaft, aber fast stets auf feuchten Steinen, ist *Mnium punctatum* häufig.

Je nach dem Vorherrschen der einen oder andern Begleiter könnte man auch verschiedene Varianten unterscheiden, von denen eine *Thuidium tamariscinum- delicatulum- Mnium undulatum*-Gesellschaft besonders hervorgehoben zu werden verdient und als eigener Verband gelten kann. Diesem letzteren angehörig und wohl nur als eine exklusive (ozeanisch getönte) Facies zu betrachten ist der Hookeria lucens-Verband, der freilich auf ganz enge Bezirke beschränkt ist. Er pflegt von einem besonders vollständigen Aufmarsch der zu dem Verband gehörigen Arten begleitet zu sein.

4. Der **Pogonatum urnigerum-Verband.**

Auf mehr lehmig-sandigen bis feingrusigen, mit frisch zertrümmertem Gesteinsmaterial durchsetzten Böden, die gleicherweise durch Erd- oder Felsbrüche in Schluchten und Wegeinschnitten bloßgelegt sein können, siedelt diese Gesellschaft, die ich nach dem meist dominierenden, oft in quadratmetergroßen, reinen, reichfruchtenden Rasen auftretenden *Pogonatum urnigerum* benannt habe. Es liebt mäßig bis stark belichtete Stellen, an denen jedoch eine beträchtliche Luftfeuchtigkeit angenommen werden darf (Messungen liegen nicht vor). Wo

das Leitmoos *P. urnigerum* in Dominanz nach Grad 5 auftritt, sind die Begleitmoose fast völlig verdrängt. Doch gibt es genug Stellen, wo es in Abundanz 3 sich mit *Polytrichum juniperinum* in Dichte 2, *Polytrichum piliferum* und *P. attenuatum* zusammenschließt und noch weitere Begleitmoose in kleinsten Fleckchen enthält. Zu ihnen — stellenweise sich häufend und ihrerseits dann überwiegend — sind zu rechnen: *Ditrichum homomallum*, *Webera nutans* und *elongata*, *Dicranella heteromalla* und *subulata*, *Alicularia scalaris*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Bryum pallens* und *B. turbinatum*, *Trichodon cylindricus*, *Rhacomitrium canescens* und *Oligotrichum hercynicum*. Letzteres kann örtlich, z. B. an der Fürsatzstraße, stärker hervortreten und dieser Verband dann als Oligotrichum-Facies unterschieden werden. Diese Facies entspricht, wie wir in den Alpen sehen können, der subalpinen Ausprägung unseres Verbandes und ersetzt sie in der alpinen Stufe völlig.

Sie ist im Schwarzwald am Feldberg auf Schneeböden an verschiedenen eng begrenzten Stellen anzutreffen und vergesellschaftet sich dort an rasch austrocknenden Plätzen mit *Polytrichum piliferum*, *Alicularia scalaris* und *Rhacomitrium canescens*, an frisch feuchten Stellen mit *Alicularia scalaris* und *Webera commutata*.

Diese stark verarmte „Schneetälchenflora" findet hier nur wegen ihres natürlichen Anschlusses an den *Pogonatum urnigerum*-Verband Erwähnung. Eine ausführlichere Beschreibung ist dem nächsten Abschnitt vorbehalten, da sie auch als extremes Glied der Weidbodengesellschaften angesehen werden kann.

Weidbodengesellschaften.

A. Untere (montane) Stufe.

1. Der **Rhacomitrium canescens-Polytrichum piliferum-Verband.**

Diese auf trockenen Weidböden, besonders an kahlen Stellen des Nardetums auf kiesig-sandigen Wüstflächen und Heiden ganz triviale Gesellschaft steigt von der Ebene bis ins Gebirge und enthält zahlreiche weitverbreitete, großenteils fast ubiquitäre Begleiter, wie *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum juniperinum*, *Pleurozium Schreberi* und *Abietinella abietina*. Sie nimmt mit den trockensten, oft stark und lang besonnten Flächen vorlieb und ist um den Feldberg allenthalben in solchen Lagen, selbst auf stark bewirtschafteten Flächen, vertreten, ja kann an freigelegten, von der natürlichen Pflanzendecke entblößten Stellen und auf verlassenen Wegen als Initialvegetation gewertet werden. Bei fortdauernder Besonnung kann ihr sogar lange Dauer beschieden sein. Verwachsen solche Stellen mit Buschwerk, so nimmt *Pleurozium*

rasch überhand und kann die ursprünglichen Moose weitgehend verdrängen. Es gesellen sich ihm dann noch Arten wie *Rhythidiadelphus squarrosus*, *Thuidium delicatulum* und andre gewöhnliche Waldmoose.

2. Der **Marsupella Funkii-Rhacomitrium canescens-Verband.**

Er findet sich zwar auch in tieferen Lagen, erreicht jedoch das Maximum seiner Verbreitung in der montanen Stufe, wo er als charakteristisch für festgetretene Wegspuren von Mensch und Vieh, sowie im Verein mit Verband 1 als Decke auf alten, verlassenen Wegen gelten darf. Die braunschwarzen dichten, niedrigen Überzüge des Lebermooses bilden eine auffallende Note in der Physiognomie dieses um den Feldberg bis auf die Kammhöhe verbreiteten Gesellschaftstypus. Als Begleitmoose finden wir oft *Ceratodon*, *Webera nutans*, *Polytrichum juniperinum* und *attenuatum*, *Ditrichum homomallum* und *Alicularia scalaris*.

B. Obere (subalpine) Stufe.

3. Der **Ditrichum vaginans-Verband.**

Er kann als die subalpine Facies der beiden vorhergenannten Moosgesellschaften angesehen werden. Auf die Kammhöhe des Feldberg-Seebuckrückens beschränkt, also wesentlich extremeren Klimabedingungen ausgesetzt als die Gesellschaften der Montanstufe, unterscheidet sich dieser Verband nur durch das starke Hervortreten von *Ditrichum vaginans*, das sich mit Vorliebe an den Rändern der Wagen- und Wegspuren ansiedelt und hier dichte niedere Rasen bildet. Die üblichen Begleiter setzen sich aus den Komponenten der beiden vorhergehenden Verbände zusammen, am häufigsten sind *Rhacomitrium canescens*, *Polytrichum juniperinum* und *P. piliferum*.

4. Der **Oligotrichum-Verband,**

den ich schon kurz im Anschluß an den Pogonatum urnigerum-Verband skizzierte, ist feuchteren Lagen vorbehalten. Er tritt nur in kleinen Flecken rings um den Feldberg auf. Die meisten Stellen liegen über der örtlichen Waldgrenze. Merkwürdigerweise aber findet sich die reichlichste Fundstelle von *Oligotrichum*, am Rand der Fürsatzstraße, noch in der Montanstufe. Zu erklären ist dieses sporadische und reichliche Auftreten wohl nur durch den gelegentlichen Anflug von Sporen auf eine entblößte Erdstelle. Der Verband dürfte sich hier kaum lange halten, Als Begleitmoose in subalpiner Lage finden wir am häufigsten *Marsupella Funkii*, *Alicularia scalaris*, *Diplophyllum obtusifolium*, *Ditrichum homomallum* und an den feuchtesten Stellen vereinzelte Polster von *Anisothecium squarrosum*. Als alpine Abwandlung des gleichen Verbandes ist die Verbindung von *Oligotrichum* mit *Webera commutata*,

Polytrichum alpinum, *Lophozia Wenzelii* und *Nardia geoscypha* zu betrachten. Wir finden sie am Feldberg nur auf Schneeböden an der Zastlerwand und dürfen sie als kümmerliches Fragment der Schneetälchenflora werten.

5. Der **Kiaeria** (Dicranum) **Starkei-Verband.**

Er charakterisiert den schmalen Gürtel am oberen Rand der großen Feldbergkare (Zastlerloch und Feldseekessel), also die Schneewächtenlinie an der Zastlerwand und am Seebuck, wo dieses Moos in größter Häufigkeit und schönstens fruchtend im Nardetum auftritt. In seiner Begleitung finden wir an Moosen nur noch *Dicranum scoparium* in einer alpinen Form, *Dicranum neglectum* (sehr vereinzelt), sowie allenthalben *Alicularia scalaris* und *Webera nutans*. Von höheren Pflanzen kennzeichnen diese Stellen *Potentilla aurea*, *Gnaphalium supinum* und *Lycopodium alpinum*.

Felsmoosgesellschaften.

Bei der ungeheuren Mannigfaltigkeit der Felsstandorte, beeinflußt durch die chemische und physikalische Beschaffenheit der Unterlage, durch örtliche Klimabedingungen feinster Abstufungen in Feuchtigkeit, Exposition, Lichtgenuß, Schneebedeckung, Frostgefahr usw., sind auch die Moosverbände schier unerschöpflich in ihrer vielfältigen Zusammensetzung, und es ist überaus schwierig, die (nach ihrer höheren Wertordnung) besonderen Typen aus der Flucht der Erscheinungen herauszuheben. Man hat deshalb bisher der Darstellung des Gegenstandes meist eine einfache Einteilung zugrunde gelegt, in der an erster Stelle die Gliederung nach der chemischen Beschaffenheit der Unterlage stand, also zunächt Moose der Kalkfelsen von denen des Urgesteins (richtiger kalkfreien Gesteins, da ja auch der Buntsandstein und ähnliche kalkfreie oder kalkärmste Gesteine hierher zu zählen sind) unterschieden[1]). Dann wurde eine weitere Gliederung in Schatten- und Lichtmoose durchgeführt und hierfür die Artenliste gegeben, schließlich eine weitere Unterscheidung nach dem Feuchtigkeitsbedürfnis in hygrophile und xerophile vorgenommen. Das ergab immerhin eine übersichtliche Einteilung. Aber die Listen lieferten noch kein

1) Heute ist diese Einteilung, obwohl praktisch in den meisten Fällen noch durchaus brauchbar, ersetzt durch die Unterscheidung in basiphile (pH 7 und > 7) und azidophile (pH $< 6{,}5$) Arten, zu denen noch eine Gruppe von neutrophilen hinzukommen, also Typen, die auf die mittleren Werte von pH $= 6{,}5 - 7$ eingestellt sind. Die ausführlichsten Darstellungen für die Moose findet man bei J. Amann, Contribution à l'étude de l'édaphisme physico-chimique (Bull. d. l. Soc. Vaud. d. sc. nat., vol. 52, no. 196, 1919).

Bild von den Vergesellschaftungen selbst und der Bedeutung der einzelnen Arten in ihnen, also keine Konstanz- und Dominanzwerte, die ja für den Charakter einer Moosgesellschaft von ebenso wesentlicher Bedeutung wie für die Soziationen höherer Pflanzen sind. Obwohl ich mir nun der Unmöglichkeit, alle charakteristischen Moosverbände etwa zu „porträtieren" und damit jeden in der Natur verwirklichten Fall zu erfassen, bewußt bin, versuche ich im folgenden doch, eine Anzahl von Fällen aus der Fülle herauszuschälen, die sich durch ihre häufigere Wiederkehr gewissermaßen als Typen ansehen lassen, Typen allerdings, die eine außerordentliche Variabilität besitzen. Um aber diese Mannigfaltigkeit kausal verstehen zu können, müßte man für jede Gesellschaft die Geschichte ihres engeren Lebensraumes kennen. Denn alle die ständig arbeitenden Veränderungen in der Umgebung, teils natürlicher Art, teils durch künstliche Eingriffe bedingt, hinterlassen Spuren, die sich in den verschiedensten Richtungen überschneiden. Man kann daher auch hier — und noch in erhöhtem Maße — den schon a. a. O. ausgesprochenen Satz, daß der Artenreichtum und die charaktervolle Prägung eines Verbandes mit der Ungestörtheit seiner Entwicklung wächst, nur wieder unterstreichen. Damit hängt es doch wohl zusammen, daß die artenreichsten Stellen auch am abgelegensten und schwersten zugänglich sind, während die bequem erreichbaren und daher von der Nutzung des Bodens (Abholzung, Aufforstung, Feldbau, Weidgang, Wegbau usw.) am stärksten betroffenen Orte die trivialste Ausprägung erhalten. Jeder künstliche Schnitt geht ja mit Verlusten einher und diese werden am raschesten durch ubiquitäre Formen ersetzt. Die entblößten Stellen pflegen solche oft in einförmiger Massenentfaltung aufzunehmen und dadurch die Wiederkehr der empfindlicheren Arten zu verzögern oder überhaupt zu verhindern. Der erfahrene Bryologe sieht es meist der Artenzusammensetzung auf den ersten Blick an, ob es lohnt, nach besonderen (wie man sich oft ausdrückt „besseren", d. h. anspruchsvolleren und charakteristischeren) Arten zu suchen oder nicht. Ein felsiger Hang z. B., der durch Abholzung freigelegt wird, verliert seine anspruchsvolleren Arten infolge der verschlechterten Lebensbedingungen, besonders durch das Absinken der Luftfeuchtigkeit, wird aber auch später, wenn etwa durch Wiederaufforstung die alten Bedingungen scheinbar wieder hergestellt sind, noch lange die Züge der Verarmung tragen, so daß es dadurch erklärlich wird, daß einmal an diesem und nicht etwa an jenem Felsen, die äußerlich zunächst die gleichen Standortsbedingungen zu bieten scheinen, eine bestimmte Gesellschaft auftritt oder fehlt. Daher auch die immer wieder gemachte Erfahrung,

daß die charakteristischsten und reichsten Artverbände in unzugänglichen Schluchten, in steilen, hohen, schwer erreichbaren Felswänden und ähnlich ungestörten Lagen zu finden sind. Auch hier aber können durch Naturkatastrophen Zerstörungen des Verbandsgefüges schwerster Art vorkommen. Ein Felssturz z. B. am Seebuck hinterläßt eine frische Wunde: mitten in der artenreichen, charakteristischen Vegetation entsteht ein trivialer Fleck mit Moosen wie *Bryum caespiticium, Webera nutans, Ceratodon purpureus, Homalothecium sericeum* und *Hypnum cupressiforme!* In einer Schlucht des Feldseekessels, die durch ein Hochwasser ausgeräumt wurde, sind nur noch kümmerliche Reste der ursprünglichen Vegetation und Allerweltsmoose jüngsten Ansiedlungsdatums zu treffen. Der Raum verbietet es, diese Beispiele zu häufen. Es ist also gewiß kein Zufall, wenn sportliche Kletterunternehmungen in den unzugänglichsten Steilwänden des Schwarzwaldes z. T. wertvolle Entdeckungen von Moosen lieferten, die als kostbare Reste einer früher wohl weiter verbreiteten und pflanzengeographisch bedeutsamen Moosvegetation aufgefaßt werden müssen. Ich erwähne nur *Oreoweisia serrulata* und *Rhabdoweisia crenulata* am Belchen, *Amphidium lapponicum, Anomobryum concinnatum, Grimmia elongata, elatior, torquata* und *funalis, Isopterygium pulchellum, Plagiobryum Zierii* und *Frullania Jackii* am Feldberg, *Anoectangium compactum, Mnium orthorrhynchum, Hygrohypnum Mackayi, Sematophyllum micans* und *Rhabdoweisia crenulata* in der Hexenküche bei Oberried.

Da die meisten Felsmoose mit ihren Rhizoiden fest an der Unterlage haften und daher auf das pH des Substrates empfindlich reagieren, sind sie besonders geeignet, als Bodenzeiger zu dienen. Die hier gemachten Erfahrungen decken sich vollständig mit denen bei den höheren Pflanzen, die ja durch ihre tiefer gehenden Wurzeln für die Ergründung der Substratbeschaffenheit geeigneter zu sein scheinen (s. die Kalkmoose im Gneisgebiet der Seewand am Feldberg!). Auch für minutiöse Unterschiede der Gesteinstruktur sind Moose sehr empfindlich (z. B. *Brachyodus*). Genauere Untersuchungen über das Reagieren der Moose auf die Körnung des Gesteins und die damit zusammenhängenden mikroklastischen Vorgänge, die für die Keimung von Sporen, Anheftung der Rhizoiden usw. Bedeutung haben, und vieles andre, was in die Oekologie der Moose hineinspielt, stehen noch aus und dürften sich als lohnende Arbeitsgebiete erweisen.

Die Abhängigkeit der Moose von jenen Eigenschaften des Standortes, die wir als Verschiedenheiten der Exposition bezeichnen und die z. B. an den verschieden geneigten und zum Licht gerichteten Flächen

eines isolierten Felsblockes zur Geltung gelangen, ist zwar in vielen Einzelfällen beobachtet und jedem erfahrenen Bryologen geläufig, aber noch nicht systematisch untersucht. Solche Studien hat E. Frey (5) an den Gesteinsflechten des Grimselgebietes in vorbildlicher Weise durchgeführt. Sie könnten als Muster für ökologische Felsmoosuntersuchungen dienen.

A. Acidophile Reihe (Kieselholde Moose).

Wenn auch für die acidophilen (früher „kieselholden") Moose des Feldberggebietes aus Unkenntnis der genaueren petrographischen Verhältnisse bisher durchwegs ganz einfach „Gneisfelsen" als Unterlage notiert wurden, so unterliegt es doch wohl keinem Zweifel, daß diese unter dem gleichen Namen gehenden Felsen nach der Natur ihres Gesteins durchaus nicht gleichwertig sind. Schon ihre quantitativ wechselnde Zusammensetzung, dann aber auch die verschieden starke Beteiligung von Kalk-Natron-Feldspaten, Biotit- und Muskovitglimmer und Quarzbestandteilen müssen Strukturunterschiede bedingen, die sich nicht nur in den chemischen Eigenschaften des Substrates, sondern auch in der Verwitterungsweise, Kluftbildung, Wasserführung und Oberflächenformen ausdrücken. Und diese ihrerseits bestimmen wieder die sie bedeckenden Moos- und Flechtengesellschaften ganz wesentlich. Dazu mögen oft noch Porphyrgänge oder Einsprengungen andrer Gesteine kommen, die ebenfalls, wenn sie auch alle unter den Begriff „Urgestein" oder „Kieselgesteine" fallen, im einzelnen bedeutsame physikalische Unterschiede aufweisen können. Es ist deshalb sehr bedauerlich, daß ich von keiner der zahlreichen Standortsnotizen genauere Gesteins-Analysen besitze. Derartige Unterlagen konnte ich mir als Nichtfachmann leider nicht beschaffen. Ich möchte jedoch glauben, daß für manche heute noch ungeklärte Frage, z. B. wodurch denn verschiedene Moosgesellschaften an scheinbar gleichwertigen Felsen bedingt seien, durch eine genauere Analyse der Gesteinsnatur eine Lösung gefunden werden kann.

In den folgenden Gesellschaftsschilderungen kann ich nur möglichst genau die physikalische Beschaffenheit, also Oberflächenformen, Klüftung, Exposition, Feuchtigkeitsverhältnisse usw., der von ihnen bewohnten Felsen beschreiben.

a) **Unterreihe der ombrophilen** (schattenliebenden) **Verbände.**

1. Der **Amphidium Mougeotii-Verband.**

Den Standort bilden stets sehr steile, meist senkrechte, klüftige Felsen im Waldesschatten, in deren engen Verschneidungen und Nischen

das in dichten, immer frischgrünen, innen rostbraunen Polstern wachsende Moos die Einsprünge auskleidet und oft in zusammenhängende Bestände verfließt. Es wird hauptsächlich vom Tropfwasser aus den Felsritzen befeuchtet. Direkte Beregnung ist oft ausgeschlossen, weil das Moos mit Vorliebe unter Überhängen in kaminartigen Felsrissen siedelt. Die Kissen können bis zu 10 cm hoch werden und sind meist völlig steril, so daß für die Erkennung des Mooses die feine Strichelung der Blattzellen ein sehr nützliches Merkmal bildet. Die überall sehr seltenen Sporogone fand ich nur an einigen Stellen der Seewand, hier aber regelmäßig zahlreich, und noch in der Hexenküche bei Oberried. Bei typischer Verbandsausbildung ist Amphidium Mougeotii in klarer Dominanz; es gibt Stellen, wo sie den Wert 5 erreichen kann. Die Polsterkissen halten sich meist frei von Beimischungen. Doch teilt *Amphidium* mit *Anoectangium compactum* die gleichen Standortsbedingungen und wird in den Alpen oft mit ihm vergesellschaftet angetroffen. Merkwürdigerweise findet sich diese gleiche Kombination auch an dem einzigen Standort von *Anoectangium* im Schwarzwald.

Zum *Amphidium M.*-Verband sind nun noch eine größere Anzahl von Moosen zu rechnen, die jedoch nur z. T. eine ähnliche Wachstumsweise wie *Amphidium* besitzen. Hierher gehört die mit ihren üppigen, innen stark verfilzten Kissen gleichfalls Nischen auskleidende *Bartramia norvegica*, die stellenweise mit *Amphidium* in Konkurrenz treten oder sie an andern Orten sogar ersetzen kann. Auch *Bartramia ithyphylla*, wenn auch immer in geringerer Menge und kleinen Polstern auftretend, ist hierher zu zählen. Übereinstimmend sind auch die Ansprüche von *Webera cruda*, die zwar häufig ist, aber kaum in Massenwuchs beobachtet wird.

Weniger auf Spalten angewiesen und oft unmittelbar an der Steilwand klebend oder auf kleinen Simsen nistend, findet man *Cynodontium polycarpum*, eine gleichfalls häufige Komponente des Verbandes, ferner *Rhabdoweisia denticulata* (bzw. *Rh. crenulata*) und *Rh. fugax*, *Fissidens osmundoides*, *Grimmia torquata*, *Rhacomitrium protensum*, *Diplophyllum albicans*, *Bazzania tricrenata* und *Lejeunea cavifolia*.

Es ist klar, daß in diesen Moosverein noch zahlreiche andre Felsmoose eintreten können, und jeder Fels unterscheidet sich von dem andern durch seine besondere Artenkombination. Was für den Gesamtverband charakteristisch ist, wird erst durch eine Vergleichung Hunderter von Einzelfällen erkannt, meist daran, daß die Begleitmoose gegenüber den Charakterarten sowohl in der Treue wie in Frequenz und Abundanz gegenüber ihrem Verhalten in andern Verbänden zurücktreten, in denen sie umgekehrt die erste Rolle spielen.

So kann man nach dem oft völlig beherrschenden Auftreten von *Diplophyllum albicans*, obwohl diese Art auch häufig genug sich dem *Amphidium*-Verband gesellt, doch einen eignen *Diplophyllum albicans*-Verband unterscheiden.

2. Der **Diplophyllum albicans-Verband.**

Im Gegensatz zum Amphidium-Verband hält sich der Diplophyllum-Verband bei gleicher Exposition vorzugsweise an steile, ungegliederte Prallwände, an denen das Moos in ausgedehnten Überzügen über mehrere Quadratmeter die Alleinherrschaft erringen kann. Oft auch finden wir es in konsolartig vorspringenden und mehrfach übereinander geschichteten Streifen quer durch die Wände hinziehen. Meist dürfte ein solcher Strich einer feinen Gesteinsfuge entsprechen. Dabei wechselt das Moos in seiner äußeren Erscheinung stark. Vorherrschend ist die saftiggrüne, dicht wachsende Form, doch findet man selbst an den schattigsten Stellen auch fast xeromorph anmutende gestauchte Zwergformen von brauner Farbe. Es ist mir jedoch nicht möglich, die Ursachen für diese auffallende Abänderung anzugeben.

Als Begleitmoose des Diplophyllum-Verbandes lassen sich *Marsupella emarginata*, *Sphenolobus minutus*, *Lophozia quinquedentata* und *Andreaea petrophila* ansehen, dazu stellenweise *Rhacomitrium protensum* und *Rh. fasciculare* und die meisten der oben genannten Arten, sowie *Webera elongata* und *nutans*. Im allgemeinen ist die Artenliste trivialer als im Amphidium-Verband. Weil sich *Diplophyllum albicans* durch seine reichliche Brutkörperbildung zur Massenbesiedlung von frisch gebrochenem Fels besonders gut eignet, tritt es an gesprengten Felswänden längs der Waldstraßen frühzeitig auf und erweist sich hier neben anderen Arten, wie *Haplozia sphaerocarpa*, *Scapania nemorosa*, *Alicularia scalaris* und *Marsupella emarginata* als zäher und überlegener Konkurrent. Auf Felssimsen bereitet es wohl die Ansiedlung der Hochrasen von *Polytrichum attenuatum* und *P. alpinum* vor. Beim Vorherrschen dieser beiden Polytrichen, die meist für einander vikariieren, kann man auch von einem *Polytrichum attenuatum*- und *P. alpinum*-Verband sprechen. Sie horsten besonders üppig auf breiteren Simsen, auf denen sich der Gesteinsdetritus und Humus gehäuft haben. Da er niemals auf schiefer oder gar senkrechter Unterlage siedelt, sondern sich immer auf Simse und kopfartige Vorsprünge beschränkt, somit einen durchaus andern Standort kennzeichnet, muß er als eigene, wenn auch immer von Verband 2 eingerahmte und mit ihm eng verzahnte Moosgesellschaft gewertet werden.

3. Der **Polytrichum attenuatum- (P. alpinum-)-Sphagnum-Verband.**

Außer den beiden sich meist vertretenden, selten zusammen vorkommenden *Polytrichen* enthält er noch einige hochwüchsige Polster bildende Arten wie *Dicranum scoparium*, *D. majus*, *Dicranodontium denudatum*, *Sphagnum acutifolium* und *quinquefarium* (auch *Sph. Girgensohnii*) und hin und wieder *Mylia Taylori*. Diese letztere pflegt mit den Polytrichen und Sphagnen in üppigen, schwammartig voll Wasser gesogenen Kissen die obersten balkonartigen Köpfe und Simse hoher Wände zu besetzen. Unter den dick vorquellenden Polstern, aus denen das eingeschluckte Wasser auch noch bei Trockenwetter lange aussickert und abtropft, nisten sich gerne die am Feldberg besonders kräftig entwickelten Polstermoose *Bazzania tricrenata* und *Lepidozia trichoclados* ein. *Lophozia quinquedentata*, *ventricosa* und *incisa* sind andre Arten in dieser Gesellschaft, die wesentlich kleinere Populationen bilden, mehr nesterweise in diesem Verband verteilt sind und nur sekundär den von den Hochrasen der Polytrichen, Sphagnen usw. geprägten Lebensraum für sich ausnützen. An höheren Pflanzen finden wir in diesem Verband, ähnlich wie in 1, *Lycopodium Selago*, *Cystopteris fragilis*, *Valeriana Tripteris* und *Streptopus*.

4. Der **Neckera crispa-Frullania Tamarisci-Verband.**

Auch diese, vorwiegend aus Formen mit Hängesprossen oder zum mindesten mit abwärtswachsenden Langtrieben versehenen Moose, die mit rhizomartigen Ausläufersprossen am Fels haften, sind wie die Verbände 1 und 2 für Steilfelsen bezeichnend. Sie hängen oder wachsen hier von vorspringenden Simsen oder Vorsprüngen herab oder bilden in xeromorphen Formen konsolartig vorspringende, krausenähnliche, oft quer über die Wände verlaufende Streifenbänder und sind gewöhnlich auf das von den Simsen abgefangene und von ihnen abträufelnde Wasser angewiesen, weniger von direkter Beregnung erreicht, da sie sich an der dem Wind abgewendeten Seite oft trockener Steilwände ausbreiten und hier große, tapetenartig, wenn auch locker dem Fels aufliegende und vom Gesteinsstaub oft stark durchsetzte Überzüge bilden. Hierher gehört auch *Madotheca laevigata* und (in tieferen Lagen) *Neckera complanata*. Da diese Gesellschaft auch an Kalkfelsen und hier noch weiter mit *Anomodon viticulosus* zusammen vorkommt, möchte ich fast vermuten, daß an ihren Fundorten im Schwarzwald die Zusammensetzung des Gesteins sich als besonders reich an Kalknatron-Feldspaten erweisen wird. Über pH-Bestimmungen in Verband 4 ist mir nichts bekannt.

5. Der **Heterocladium heteropterum-Verband.**

Er ist eng begrenzt auf die tiefschattigen, mäßigfeuchten Fußpunkte der Wände (meist nur bis 1 m über den Boden), an nordexponierten oder zum mindesten in dichten Waldesschatten gebetteten Felsen, wo die Charakterart in trüb dunkelgrünen dünnen Überzügen die glatte Felsfläche bekleidet. Ähnliche Standortsbedingungen haben noch *Fissidens osmundoides*, *Lejeunea cavifolia* und Schattenformen von *Marsupella emarginata*, die man infolgedessen als Begleitmoose im Heterocladium-Verband antrifft, daneben selbstverständlich noch eine große Anzahl schattenliebender Arten, aber oft in kümmerlichen Anflügen und unvollkommener Entwicklung: *Plagiothecium denticulatum* und var. *sublaetum*, *Dichodontium pellucidum*, *Dicranum fulvum*, *Plagiochila* und *Diplophyllum albicans*.

6. Der **Isothecium myosuroides-Verband.**

Für schattige, steile Felsen des Schluchtwaldes, deren Oberfläche, nicht oder kaum gegliedert, häufig glatte Flächen darbietet, und die in ihrer Wasserzufuhr ganz auf die Beregnung angewiesen sind, so daß sie im Sommer leicht völlig austrocknen, ist dieser Verband besonders charakteristisch. Er steigt aus der mittleren Bergregion bis an die Waldgrenze empor, findet aber seine Hauptentfaltung in mittleren Lagen. Trotz des gemeinsamen Besitzes vieler seiner Begleitarten mit anderen Felsmoosverbänden hebt er sich doch durch die oft starke Ausbreitung seiner Leitart als etwas Eigenes heraus. Zu seinen treusten Begleitern gehört *Hypnum cupressiforme* var. *mamillatum*, das eine große Ähnlichkeit mit der var. *filiforme* besitzt. Auch dieses Moos überzieht große Flächen mit dünnen, dicht anliegenden Decken. Ferner gehören in diese Gesellschaft *Isothecium myurum*, *Brachythecium populeum*, *Paraleucobryum (Dicranum) longifolium*, gelegentlich bis zur örtlichen Dominanz aufrückend, und die unscheinbare *Lejeunea cavifolia*. Das im Gebiet spärliche *Dicranum fulvum* vermittelt in seinem Standort zwischen Verband 5 und 6. Der Standort dieses Verbandes ist also durch rasch abtrocknende, glatte Felsflächen charakterisiert. An der Basis solcher Wände stellt sich dann gern Verband 5 ein. Die Dauer der Feuchtigkeit ist bei seiner geschützteren Lage größer.

Wo sich diese Gesellschaft in steil eingeschnittenen Felsklammen dem Bachrand entlang zieht, zeigt sie eine deutliche Zonierung, indem *Thamnium alopecurum* und gelegentlich *Fegatella conica* der unteren, vom Bachwasser bespritzten oder manchmal sogar überlaufenen Stufe, die übrigen der trockenen Oberstufe angehören. Man kann auch diese

Gesellschaft, der noch andre schatten- und feuchtigkeitliebende Moose angehören können, als eigenen Verband auffassen.

7. Der **Rhacomitrium fasciculare-Marsupella emarginata-Andreaea petrophila-Verband.**

Auf Stirnflächen wenig gegliederter, schattig-feuchter Felswände findet man in ähnlicher Weise wie den *Diplophyllum albicans*-Verband diese für den höheren Schwarzwald sehr kennzeichnende Moosgesellschaft, deren haupsächlichste Begleitmoose die folgenden Arten sind: *Alicularia scalaris*, *Scapania nemorosa* und *dentata*, *Diplophyllum albicans*, *Sphenolobus minutus* und *exsectiformis*, *Lophozia ventricosa*, *Bartramia ithyphylla*, *Schistidium apocarpum* und viele andere. Vielleicht könnte dieser Verband auch als Variante des Diplophyllum-Verbandes angesehen werden. An Felseinschnitten längs der Waldstraßen ergreift diese Gesellschaft rasch Besitz von den frischen Felsflächen und liefert dann bei mangelnder Konkurrenz Massenbestände.

8. Der **Brachydontium-Marsupella Sprucei-Verband.**

Diese recht exclusive und kaum hervortretende Kleinmoosgesellschaft zeigt eine auffallende Vorliebe für feinkörnige Felsblöcke in schattiger Lage und bei hoher Luftfeuchtigkeit, kommt also sowohl im Waldesschatten, wie an Nordhängen in offener Lage vor und hat ihre wenigen Fundstellen in Höhen über 1000 m. *Marsupella Sprucei* kann hierbei begleitet oder vertreten werden durch die ebenso winzigen, gleiche Standortsverhältnisse suchenden *M. ustulata* und *badensis*. Diese drei Marsupellen sind recht seltene, übrigens auch schwer auffindbare montane Elemente, die im Schwarzwald auf das Feldberggebiet beschränkt bleiben.

9. Der **Lophozia lycopodioides-Anastrepta-Verband.**

An und unmittelbar über der Baumgrenze, wo an licht gestellten Plätzen die aus dem Bergwald aufsteigende Hylocomiengesellschaft in gedrängtere Formen gegossen und stark gegenüber andern Moosen zurückgestutzt wird, finden wir, ihr fleckweise eingebettet und namentlich auf Felsblöcken und kleineren, aus dem subalpinen Rasen hervortretenden Felsköpfen nistend, schwammige Kleinpolster von *Lophozia lycopodioides* und *L. Floerkei* mit Einsprengungen von *Anastrepta orcadensis* und *Diplophyllum taxifolium* zwischen Laubmoosen wie *Drepanocladus uncinatus*, *Dicranodontium denudatum*, *Pleurozium*, *Rhythidiadelphus triqueter* und *Rh. calvescens*, *Hylocomium pyrenaicum*, *Polytrichum alpinum* und *attenuatum*, *Ptilium crista castrensis*, *Hypnum callichroum*, *Heterocladium squarrosulum*, *Brachythecium Starkei*, *Plagiothecium*

Ruthei var. *rupincola* und *P. denticulatum* var. *sublaetum*. Wie weit dieser artenreiche Verband in einem natürlichen System der Feldberg-Moosverbände sich als selbständig erweisen wird, bleibe einstweilen dahingestellt. Er bedarf noch eines vertieften Studiums.

10. Der **Gymnomitrium concinnatum - Andreaea petrophila - Verband.**

Wie die vorhergehende Gesellschaft liebt auch dieser Verband offene, lichtreiche, wenn auch nicht sonnige und rasch austrocknende Lagen, ist daher über der Waldgrenze besonders in Ost- und Nordlage weit verbreitet. Gelegentlich findet man ihn aber auch im tiefsten Waldschatten, doch ist es mir wahrscheinlich, daß es sich hier um überdauernde Reste ursprünglich freiliegender Standorte handelt, über die sich der Wald wieder zusammengeschlossen hat. *Gymnomitrium concinnatum* kann als Leitmoos des subalpinen Gürtels im Schwarzwald gelten. Als Begleiter können zahlreiche Arten sowohl aus den Schattenmoosvereinen, wie *Rhacomitrium fasciculare* und *protensum*, *Grimmia patens*, *Sphenolobus minutus*, *Radula Lindbergiana* usw., wie auch aus den Lichtmoosgesellschaften, so *Dicranoweisia crispula* und *Rhacomitrium sudeticum*, in diesen Verband eintreten. Auch er bedarf einer eingehenderen Analyse. Standortsbedingung sind offenbar hohe Luftfeuchtigkeit und lange Schneebedeckung. An freigeblasenen, im Winter schneeentblößten Stellen entwickeln sich *Gymnomitrium* wie auch seine Begleitmoose *Marsupella emarginata* nnd *M. Sullivantii* schlecht. An ihrer Stelle finden wir in stärkster Lichtlage, besonders in leicht austrocknender Südexposition, eine Anzahl von photophilen Verbänden, die jedoch je nach ihrer Exposition mit den beiden zuletzt beschriebenen Gesellschaften durch mannigfache Mischverbände verbunden sind.

11. Der **Paraleucobryum (Dicranum) longifolium - Grimmia Hartmanni - Verband.**

Dieser Moosverein ist gut unterscheidbar als ein in trocken-schattiger Lage, besonders an Blockhängen auf Grobschutt und an Felsblöcken, gern im Misch- und Laubwald, seltener im Fichtenwald weitverbreiteter Moosverband. Neben seinen beiden Leitarten enthält er als häufige, auf manchen Blöcken sogar zur Dominanz aufsteigende Begleiter *Hypnum cupressiforme*, oft in var. *mamillatum*, *Isothecium myurum*, *Brachythecium populeum*, spärlicher *Madotheca Cordaeana*, *Plagiochila asplenioides* und *Marsupella emarginata*.

Als geographische Facies dieses Verbandes, die sich durch das Auftreten von *Anomodon Rugelii*, *Pseudoleskea filamentosa*, *Camptothecium Geheebii* und *Cirriphyllum velutinoides* auszeichnet, ist eine im Feldseekessel charakteristische Gesellschaft zu betrachten.

In den gleichen Verband möchte ich auch die an verschiedenen anderen Stellen auftretenden *Orthotrichum rupestre* und *Ulota americana* rechnen.

Dieser Verbandstyp leitet schon über zu den Moosvereinen der Unterreihe der photophilen Gesellschaften.

Unterreihe der photophilen (meist xerophilen) Verbände.

12. Der **Rhacomitrium heterostichum-Hedwigia-Verband.**

Eine der weitest verbreiteten Sozionen mittlerer Höhenlagen ist auf sonnig exponierten, trockenen Felsblöcken der *Rhacomitrium heterostichum-Hedwigia*-Verband. Man kann sagen, daß er die einzige standortsgemäße Moosgesellschaft dieser Plätze darstellt. Von charakteristischen Moosbegleitern gehören ihm nur ein paar *Grimmien*, besonders *G. ovata*, und *Andreaea petrophila* an. Alle übrigen pflegen gemeine Ubiquisten, wie *Hypnum cupressiforme* und *Dicranum scoparium*, zu sein, halten sich aber an der lichtabgewendeten Seite, von der sie nur wenig auf die Sonnenseite ausstrahlen. Diese Moosgesellschaft befindet sich in ständiger Konkurrenz, wenn auch scheinbar oft im Gleichgewicht mit einer Anzahl ökologisch gleichwertiger Flechten, wie *Rhizocarpon geographicum*, *Parmelia conspersa*, *saxatilis*, *physodes* und *encausta*, sowie *Cetraria glauca*. Auch Cladonien können sich dazu gesellen. Ferner gehört als seltenere Erscheinung *Umbilicaria pustulata* hierher. Von höheren Pflanzen sind häufige Begleiter *Asplenium septentrionale*, *Silene rupestris*, *Sedum acre* und *S. album*. Was die Exposition dieser Gesellschaft betrifft, so sind ihre Vertreter ebensowohl zur Besiedlung von Zenith- wie Frontflächen und allen dazwischen liegenden Neigungswinkeln befähigt.

13. Der **Rhacomitrium sudeticum-Verband.**

Dieser Moosverein, zu dem noch *Dicranoweisia crispula* als ziemlich gesellschaftstreuer Begleiter zu rechnen ist, stellt gewissermaßen die subalpine Variante des vorausgehenden Verbandes dar und enthält als Begleiter viele der dort genannten Arten und die meisten der namhaft gemachten Flechten, zu denen sich noch ein paar weitere *Gyrophora*- und *Rhizocarpon*arten gesellen. Ferner gehören hierher *Andreaea petrophila*, *Rhacomitrium microcarpum* und von *Grimmien G. commutata* und *elongata*. Dieser Verband ist um einen Grad mesophiler geartet als der vorhergehende und nimmt eine Art von Mittelstellung zwischen jenem und dem *Gymnomitrium concinnatum-Andreaea*-Verband ein.

14. Der **Grimmia funalis-G. decipiens-Andreaea-Verband.**

Während die Verbände 12 und 13 hauptsächlich auf freiliegenden Felsblöcken auftreten, stellt der *G. funalis-Andreaea*-Verband die Besiedlungsgruppe für die steilen, hohen Felswände in sonniger Exposition.

In schönster Ausbildung finden wir ihn an der Seewand über dem Feldsee, wo er außer den genannten Arten noch *Grimmia commutata*, *G. montana*, *G. elatior*, *G. decipiens* und *G. elongata*, *Andreaea Rothii* und *A. Huntii* enthält. So reich ist dieser Verband an keiner andern Stelle mehr entwickelt. Ihm ist noch die auf Zastlerwand und Baldenwegerbuck beschränkte *Andreaea alpestris* zuzurechnen.

15. Der **Rhabdoweisia fugax-Verband.**

Eingebettet in Verband 14, aber ökologisch dadurch von ihm unterschieden, daß seine Teilhaber keine echten Felshafter sind, sondern nur auf dem erdigen Substrat seiner engen Felsritzen siedeln, finden wir den aus verschiedenen Kleinmoosen zusammengesetzten *Rhabdoweisia*-Verband. Ihm gehören noch *Amphidium lapponicum*, *Weisia Wimmeriana*, *Encalypta ciliata*, *Bartramia ithyphylla* und *Webera cruda* an. Während die beiden ersteren als subalpine Elemente auf die höchsten Lagen am Feldberg beschränkt sind, steigt die *Rhabdoweisia fugax*-Sozion mit ihren übrigen Begleitern auch in die tieferen Schluchttäler hinab.

In ähnlicher Weise gibt es auch zu Verband 14 eine den Schluchttälern zugeordnete montane Variante, die man nach *Grimmia decipiens* benennen könnte. In ihr treten eine Anzahl Moose auf, die den höheren Schwarzwaldlagen fehlen, wie *Pterogonium ornithopodioides*, *Grimmia campestris* und *trichophylla*, *Ulota americana* und *Orthotrichum rupestre*, dazu einige weiter verbreitete Typen wie *Homalothecium sericeum* und *Leucodon sciuroides*.

16. Der **Rhacomitrium hypnoides-Verband.**

Diesen letzten Verband der acidophilen Reihe können wir zwar noch zu den photophilen Gesellschaften rechnen, doch unterscheidet er sich von allen bisher behandelten Felsmoosgesellschaften dadurch, daß er nicht am Gestein selbst haftet, sondern als Exochomophyten-Verein in breiten Decken locker der Gesteinsoberfläche aufliegt. Wir finden ihn nie auf gewachsenem Fels und auf steiler geneigter Unterlage, sondern fast ausschließlich auf den Zenithflächen größerer oder kleinerer Felsblöcke in den Schutthalden und Felsenmeeren an Talhängen der mittleren Bergregion. Außer der verbandstreuen Charakterart enthält er öfters noch die sonst vorwiegend auf Baumästen siedelnde *Antitrichia curtipendula* im Verein mit einer ganzen Anzahl gewöhnlicherer Arten, von denen ich *Brachythecium rutabulum*, *Hypnum cupressiforme* und *Rhythidium rugosum* als Beispiele herausgreife.

Diese Gesellschaft bedarf noch einer genaueren Analyse.

B. Basiphile Reihe (kalkholde Moose).

17. Der **Gymnostomum rupestre-Hymenostylium-Verband.**

Als Fremdelement in der Felsvegetation des Feldberggebietes fällt schon in der höheren Pflanzenwelt eine Gesellschaft von Kalkpflanzen auf, deren Verband in ähnlicher Zusammensetzung ganz allgemein im Schweizer Jura und in den Kalkalpen angetroffen wird; es handelt sich um *Campanula pusilla*, *Saxifraga Aizoon*, *Bellidiastrum Michelii*, *Alchemilla Hoppeana* und *Asplenium viride*. Ihnen entsprechen in engster Verbindung und örtlicher Begrenzung folgende Moose einer von den Nachbarassozionen scharf unterschiedenen, wenn auch örtlich oft engst mit ihnen verzahnten Felsspaltengesellschaft. K. Müller hat sich ausführlich (16) über sie verbreitet und auch ihre Abhängigkeit von dem an ihrem Standort gemessenen pH-Wert des Substrates bzw. Spaltenwassers aufgezeigt. Derselbe liegt an den verschiedenen Fundstellen dieses Verbandes zwischen 6,8 und 7,6. Die Liste der hierher gehörigen Moose ist sehr reich besetzt und enthält: *Gymnostomum rupestre*, *Hymenostylium curviroste*, *Tortella tortuosa*, *Ditrichum flexicaule*, *Plagiopus Oederi*, *Plagiobryum Zierii*, *Orthothecium intricatum*, *Isopterygium pulchellum*, *Campylium protensum*, *Ctenidium molluscum*, *Scapania aequiloba*, *Lophozia Mülleri* und *Hornschuchiana*, *Haplozia riparia* und *Cololejeunea calcarea*.

Das Seltsame an der örtlichen Erscheinung dieser Kalkmoose besteht in ihrer schon erwähnten innigen Verzahnung mit ausgesprochenen Silikatmoosen, so daß man z. B. unmittelbar nebeneinander Kalkmoose in den Felsspalten, auf plattigen Stirnflächen daneben aber Silikatmoose, wie *Andreaea petrophila*, *Gymnomitrium concinnatum*, *Grimmia torquata*, *funalis*, *patens* und *Rhacomitrium protensum* antrifft. K. Müller gibt dafür (16) die Erklärung mit folgenden Worten: „Wo im Gneisgebirge eine ergiebige Kalkpflanzenflora auftritt, ... konnte ich entweder das Vorhandensein von Kalkspat oder doch eine deutlich alkalische oder zumindest neutrale Bodenreaktion oder Reaktion des Wassers nachweisen“ und weiter: „Da sich der Kalkspat oft nur in feinsten Ablagerungen in den Gneisfelsspalten vorfindet, in welche die Wurzeln der Felsenvegetation tief eindringen, ist das gleichzeitige Vorkommen von Kalk- und Silikatpflanzen in unmittelbarer Nachbarschaft ohne weiteres verständlich.“ „Es glückte auch der Nachweis, daß feinste Quelläderchen, die unmittelbar nebeneinander aus dem Gneisfels austreten, ganz verschiedenen pH-Gehalt aufweisen, einmal sind sie schwach sauer und ein Meter davon entfernt schon alkalisch mit pH = 7,5.“ Es ist klar, daß der Kalkgehalt bei den entsprechenden

Moosvorkommen höher an die Oberfläche heraufreichen muß, und so kann das scheinbare Paradoxon zustandekommen, daß die Kalkpflanze *Campanula pusilla* scheinbar im Polster eines Silikatmooses, z. B. *Amphidium Mougeotii*, wurzelt. Bei genauerem Zusehen stellt man aber fest, daß die Wurzel der *Campanula* tief in die Spalte vordringt, während die Kissen von *Amphidium* im offenbar noch kalkfreien Bezirk des Spalteingangs horsten. K. Müller stellt also mit vollem Recht fest: „Zahlreiche Leber- und Laubmoose haben sich als fein abgestimmte Zeigerpflanzen für Kalkgehalt in sonst kalkfreiem Gebirge erwiesen."

Dieselbe Beobachtung macht man auch in den Schwarzwaldtälern, wo wir z. B. die typischen Kalkmoose *Orthothecium rufescens* und *Pellia Fabbroniana* in unmittelbarer Nachbarschaft des Silikatmooses *Ptychomitrium polyphyllum* finden. Diese wenigen Beispiele für viele mögen genügen.

Auf eine weitergehende Gliederung der Felsmoosverbände muß ich aus naheliegenden Gründen verzichten. Sie scheint mir schon deshalb entbehrlich, weil sie in weitestem Maße von der Unterscheidungsfähigkeit des Beobachters abhängt und weil man ihrer deshalb fast beliebig viele unterscheiden könnte. Denn bei einer solchen Aufstellung läßt sich ebensowohl die Unterscheidung einer Großzahl kleiner, zuweilen sehr scharf abgegrenzter Einzelverbände wie auch eine Zusammenfassung in größere Gruppenverbände mit einer Anzahl von Varianten verantworten. Solange die Lebensbedingungen der Einzelverbände nicht genügend bekannt sind, wird die Entscheidung mehr oder weniger „Taktsache" bleiben. Wenn man zusammenfassen will, geht man jedenfalls besser vom Standort als von den Arten aus, denn die Kombination der letzteren ist praktisch unendlich groß. Und, wenn irgendwo, so ist hier der Faktor „Zufall" (im Sinne von Palmgren) besonders oft für den Wechsel der Einzelbilder verantwortlich zu machen. Nicht alles, was uns an freien Kombinationen begegnet, ist standortskausal zu erfassen.

Der **Höhlen-Moosverband von Schistostega osmundacea.**

Wenn man von einer Moosgesellschaft der *Schistostega* sprechen will, muß man sich stets bewußt bleiben, daß der volle und adaequate Lebensbereich des Leuchtmooses nur einen Grenzbezirk für andre Moose bedeutet, die dort zwar noch einzudringen vermögen, aber unter dem Einfluß des minimalen Lichtgenusses entweder deutliche Schattenmorphosen ausbilden oder über erste Entwicklungsstadien nicht hinauskommen oder schließlich als Kümmerformen zur Entfaltung gelangen. Auch der Standort von *Schistostega* weist eine nicht unbeträchtliche Amplitude sowohl für den Lichtgenuß wie für die Luftfeuchtigkeit auf [s. K. Höfler und K. Kronberger (11)]. Es kommt dies dadurch

zum Ausdruck, daß erst von einem gewissen Lichtminimum an die radiär beblätterte und fruchtende Moospflanze sich normal und vollkommen entwickelt, während unterhalb dieser Grenze das Vorkeimstadium entweder überhaupt nicht überwunden oder nur die zweizeiligen sterilen Schattensprosse ausgebildet werden. Infolgedessen finden wir nicht in allen Höhlen, aus denen der smaragdene Schimmer des Vorkeims strahlt, auch voll entwickelte Moospflänzchen. Als Substrat kenne ich für *Schistostega* nur feinste Krümelerde und Sand, aus dem Detritus des umliegenden Gesteins entstanden, und auf diesem gleichen Substrat können wir im Verein mit dem Leuchtmoos meist, wenn auch kümmerlich und in abgewandelten Formen auftretend, *Heterocladium heteropterum*, *Isopterygium elegans*, *Pogonatum aloides*, *Catharinaea undulata*, *Calypogeia Trichomanes*, *Pellia epiphylla* und *Diplophyllum albicans* in „Höhlenformen" finden. Alle diese Arten sind aber nicht auf das Höhlendasein angewiesen, sondern finden ihre volle Entwicklung und demnach ihren eigentlichen Lebensbezirk erst unter bedeutend höherem Lichtgenuß. Demnach ist *Schistostega* als das einzige obligate Höhlenmoos unserer Bergregion zu betrachten. Ähnlichen Lichtbedingungen entspricht nur noch *Tetrodontium repandum*, das aber ausschließlich an Felsen gebunden ist, wo es fast nur unter schattigen Überhängen gefunden wird. Es fehlt aber im Feldberggebiet.

Auch die in den Alpen unter Felsüberhängen und in höhlenartigen Vertiefungen vorkommende *Amblystegiella Sprucei* und *Timmia norvegica* mit ihren Begleitmoosen, zu denen u. a. auch *Peltolepis* gehört, sind auf höheren Lichtgenuß als etwa *Schistostega* angewiesen.

Reihe der Rindenmoosverbände (epiphlöische Moose).

An dem Unterschied zwischen den Moosgesellschaften der Laubhölzer und denen der Nadelhölzer hat vielleicht weniger die Rindenbeschaffenheit selbst Anteil, obwohl die Rinden der Laubhölzer, besonders von Bergahorn und Buche, durchschnittlich kalkreicher als die der Nadelhölzer sind, sondern eher die Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse des Standortes. Der größte Teil der Rindenmoose zeigt eine deutliche Vorliebe für einen bestimmten Baumtyp. Meiner Charakterisierung der Einzelverbände lege ich daher eine Einteilung in Laubholz- und Nadelholzsoziationen zugrunde.

A. Laubholzgesellschaften.

1. Der **Orthotrichum-Ulota-Verband.**

An Bäumen in Lichtstellung, besonders längs der Straßen, im Hochschwarzwald überwiegend Vogelbeerbäumen, ist der *Orthotrichum-Ulota*-Verband dominierend. *Ulota Ludwigii* ist hier meist häufiger als

U. crispa und *crispula*, die wir umgekehrt an Nadelholz in der Überzahl finden. Dazu kommen verschiedene *Orthotrichen*, unter denen *O. stramineum*, neben *O. pumilum*, *fastigiatum* und *affine*, am häufigsten ist. Sie finden sich fast regelmäßig in enger Gesellschaft mit verschiedenen Blatt-, Strauch- und Krustenflechten, ferner mit *Leucodon sciuroides*, der ein ausgesprochenes Lichtmoos zu sein scheint. Eingebettet in Moos- und Flechtenüberzüge stellen sich fast immer *Metzgeria furcata*, *Frullania dilatata* und *Radula complanata* ein. Diese Soziation finden wir schon an jungen Bäumen. An älteren Bäumen gibt es noch eine Anzahl anderer, gut unterscheidbarer Moosgesellschaften.

An der festen und meist glatten Buchenrinde lassen sich 2 auf verschiedene Höhenlagen am Stamm verteilte Gesellschaften unterscheiden:

2. Der **Madotheca platyphylla - Radula - Frullania - Verband.**

Während die Lebermoose *Madotheca platyphylla* (ev. auch *M. Baueri* oder *platyphylloides*), *Frullania dilatata* und *Tamarisci* in oft breiten Plaggen die Rinde decken und *Pterigynandrum filiforme* flache Tapetenüberzüge bildet, entwickelt *Leucodon* aus seinen Ausläufersprossen orthotrope Triebe, die zu dichten Rasen zusammenschließen können. Diesem Verband begegnen wir vorzugsweise in den oberen Stammteilen, etwa von 1,5 m aufwärts. Den Stammgrund dagegen bevorzugt

3. der **Amblystegiella subtilis - Leskeella - Verband.**

Diesem gehört als Begleitmoos *Brachythecium velutinum* an. Daneben zeigen sich fast nur Krustenflechten, meist endophlöische Typen, wie *Graphis*, *Artonia* und *Opegrapha*, deren schwarze Punkt- und Strichzeichnung für Buchenrinde besonders charakteristisch ist. An solchen glatten Rindenstellen bildet auch *Pterigynandrum filiforme* oft große, flache Überzüge.

Sehr viel artenreicher und üppiger bewachsen sind die Bergahornstämme, die im obersten Bergwaldgürtel des Feldbergs eine so wichtige Rolle spielen, daß man auf ihnen eine besondere Variante des Gebirgswaldes, den Fichten - Bergahornwald, begründen kann (1, 2). Unter diesen Bergahornen treffen wir häufig Riesenexemplare von hohem Alter, die meist irgendwie vom Wetter beschädigt, der Krone beraubt oder bis zum Grund zersplittert, für Rindenmoose einen besonders günstigen Wohnplatz liefern. An ihnen beobachten wir, oft in kragenartigen Gürteln über einander angeordnet und von der Basis bis hinauf ins Geäst der Krone vertikal in verschiedene Zonenbereiche gegliedert, mehrere Soziationen, von denen die 4 auffallendsten der *Isothecium myurum*-, der *Homalothecium sericeum*-, der *Tortula ruralis*- und der *Antitrichia*-Verband sind.

4. Der **Isothecium myurum-Verband.**

Er pflegt die Stammbasis bis etwa 1,2 m über dem Boden in oft geschlossener, reiner Decke zu überziehen. Ihm eingesprengt finden sich eine Reihe von Fakultativepiphyten, wie *Mnium serratum* und *stellare*, *Bryum capillare*, *Webera cruda*, *Bartramia norvegica* und *Plagiochila asplenioides*. Er bevorzugt die Schattenseite der Stämme und wird auch oft an alten Buchenstämmen angetroffen. An der Licht- und Sonnenseite herrscht

5. der **Homalothecium sericeum-Verband,**

der auch höher am Stamm oft bis in die ersten Astgabeln hinaufreicht und so einem zweiten Stockwerk angehört. Auch dieses Moos kann mit seinen leuchtend gelbgrünen seidenglänzenden Decken die Rinde dicht überziehen. An Begleitmoosen findet man ihm beigesellt *Brachythecium velutinum* und *Hypnum cupressiforme*, da und dort mit eingesprengten Einzelrasen von *Frullania Tamarisci*, *Madotheca platyphylla* und *laevigata* und spärlichen *Orthotrichen* sowie *Zygodon viridissimus*. Die oft ziemlich flach gebreiteten Moose können von völlig geschlossenen mattbläulichgrünen Tapeten von *Metzgeria pubescens* überzogen sein. Dieses Lebermoos gehört zu den Charakterarten der alten Bergahorne, in deren Rinde K. Müller den höchsten Kalkgehalt nachgewiesen hat. Der dritte Gürtel, meist erst in Reichhöhe beginnend, ist

6. der **Tortula ruralis-Verband.**

In seinen oft mächtigen Polstern nisten *Madotheca*arten, *Neckera complanata*, *crispa* und *pennata*.

7. Der **Antitrichia-Verband.**

Meist erst in größeren Stammhöhen und auf den Ästen, bis hoch in die Krone hinauf, erscheint diese für den Hochschwarzwald besonders charakteristische Sozion mit ihren sich mächtig ausbreitenden und zu gewaltigen, kropfig vorspringenden Polstern heranwachsenden Beständen. Sie kann sich so kraftvoll entwickeln, daß ihre nach unten wachsenden Sprosse sich zu Hängesprossen nach Art der Meteorien der tropischen Gebirgswälder umbilden können. Solche sind dann oft auch mit Sporogonen über und über bedeckt. Dem *Antitrichia*verband eingebettet finden wir gewöhnlich die riesigen grünen Thallen der *Lobaria pulmonaria*, seltener der *L. scrobiculata*. Auch nisten in ihm gelegentlich Blütenpflanzen wie *Oxalis acetosella* und *Parnassia palustris*. Sozion 4 und 7 finden wir auch gelegentlich, aber entschieden seltener, an alten Buchenstämmen.

In den Lücken zwischen diesen gedrängt wachsenden Großmoosen siedeln sich die üblichen, im Gegensatz dazu offenen Soziationsfragmente

von *Radula complanata*, *Frullania dilatata*, *Leucodon* und *Orthotrichum* an, die ihrerseits in dieser Zusammenstellung besonders auf Buchenrinde und Eberesche vorkommen. Seltenere Gäste an diesen aufrechten Stämmen sind *Paraleucobryum longifolium* und das an der Waldgrenze vikariierende *Paraleucobryum Sauteri*. Des letzteren Hauptlebensbereich sind jedoch frisch gefallene, horizontal liegende Stämme, Äste des Knieholzes und Baumwurzeln.

Von all diesen Vertretern der epiphlöischen Moose sind nur wenige obligatorische Rindenbewohner, und zwar die sämtlichen *Orthotrichaceen* und *Neckera pennata*. Da sie eine eigene, wohl meist als Initial-Consozion anzusehende Gruppe bilden, verdient diese Tatsache hervorgehoben zu werden. Eine Erklärung dafür, daß später vorzugsweise Fakultativ-Epiphyten[1]) auftreten, könnte vielleicht darin gesucht werden, daß das Substrat mit dem zunehmenden Alter der Bäume zusehends borkiger und durch die Vorbesiedlung mit andern Moosen und Flechten stark verändert wird. Es bildet sich zwischen den Moosrasen reichlich Humus, und dieser fördert natürlich die Entwicklung von nistenden Erdmoosen, wie *Mnium*arten und *Tortula ruralis*. Aber als ausreichend kann eine solche Deutung nicht betrachtet werden. Denn *Homalothecium* und *Isothecium* sitzen unmittelbar der Rinde auf, an der sich namentlich das letztere mit stolonenartigen Kriechsprossen fest anklammert. Eine sekundäre Substratveränderung ist in beiden Fällen nicht zu beobachten. Es ist daher vorläufig kaum möglich, die Frage, wodurch diese Unterschiede bedingt sind, exakt zu beantworten. Exposition (d. h. Lichtgenuß), Wasserhaushalt, physikalische und chemische Eigenschaften jeder Rinde dürften ausschlaggebende Faktoren in wechselnder Kombination liefern. Beiträge zum Verständnis haben die Arbeiten von O. Vareschi (22, 23) und Ochsner (19) geliefert. Daß die Beschaffenheit der Rinden jedenfalls einen großen Einfluß übt, beweist ja schon die Möglichkeit einer Einteilung der epiphlöischen Verbände in solche des Laubholzes und solche des Nadelholzes.

Ein sehr gut umschriebener Verband von Rindenmoosen ist

8. der **Lescuraea striata-Verband.**

Er hält sich streng gebunden an die Krüppel- oder Knieholzbestände der Waldgrenze, die vorzugsweise von der Buche gebildet werden. Ihr dichter Moospelzbesatz, zu dem auch — sehr typisch und fast verbands-

1) Selbst *Antitrichia* ist nicht obligatorisch baumbewohnend, obwohl sie hier ihre vollkommenste Entwicklung erreicht, sondern findet sich auch auf Gesteinsunterlage namentlich in Blockmeeren, wo sie in schwellenden Polstern aufzutreten pflegt und dann natürlich keine Neigung zur Hängesproßbildung zeigt.

getreu — *Brachythecium reflexum* und *Paraleucobryum Sauteri* gehören, erinnert zuweilen an die Verhältnisse im tropischen Gebirgsnebelwald. Ein auffallender physiognomischer Unterschied besteht allerdings darin, daß Lebermoose in dieser Sozion so gut wie gar nicht auftreten. Da und dort gesellt sich aber *Drepanocladus uncinatus* und *Pterigynandrum filiforme* in diesen Verein.

B. Nadelholzgesellschaften.

1. Der **Hypnum cupressiforme, filiforme-Verband.**

An älteren Fichten- und Tannenstämmen des Hochschwarzwaldes ist weitaus das gewöhnlichste, für dieses Vorkommen geradezu charakteristische, Moos *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme*. Es kann an vielen Bäumen, mit *Parmelia saxatilis* und *physodes* vergesellschaftet, die einzige Moosbekleidung stellen. Zuweilen gesellt sich auch das in seinem Wuchs so ähnliche *Pterigynandrum* dazu, das aber auf der glatten Buchenrinde nicht nur ungleich häufiger ist, sondern dort auch das Optimum seiner Entwicklung findet und viel reichlicher fruchtet, offenbar, weil es dort reichlicher beregnet wird. In einzelnen Flocken tritt an freien Rindenstellen *Ulota crispula* auf. Als Variante dieser Consozion, vorzugsweise dem mittleren Bergwaldgürtel und seinen Schluchttälern angehörig, betrachte ich einen besonders auf Weißtannenrinde häufigen, aber auch an Buchenstämmen auftretenden *Hypnum cupressiforme*, *filiforme*-Verband mit besonderen Begleitern, wie *Neckera pumila*, *Frullania fragilifolia* und *F. dilatata*.

Während also die aufrechten Stämme der Nadelhölzer ein im allgemeinen recht armseliges Bild aufweisen, sind ihre oberflächlich ausstrahlenden Wurzeln und der Stammgrund, allerdings nur im obersten Bergwaldgürtel, viel reicher und z. T. von recht charakteristischen Arten besetzt.

2. Der **Ptilidium pulcherrimum-Hypnum pallescens-Verband.**

Hier stellen sich regelmäßig die beiden Leitmoose dieser sehr bezeichnenden Gesellschaft ein, so daß sie uns rings um die Feldberghöhen auf Schritt und Tritt begegnen. Fast ebenso charakteristische Elemente dieser Consozion sind *Hypnum reptile*, *Drepanocladus uncinatus* var. *plumulosus*, *Dicranum montanum*, *Amblystegiella subtilis* und etliche Flechten, wie *Cetraria pinastri* und *Nephroma tomentosum*.

Die Rinden der meisten Nadelhölzer sind viel stärker als von Moosen von allerhand Strauchflechten bedeckt, die eine reine Flechten-Consozion bilden können. Im Hochschwarzwald sind unter diesen an den Stämmen selbst *Cetraria glauca* und *Parmelia saxatilis* sowie *P. phy-*

sodes am häufigsten und auffallendsten. Mehr den Ästen angehörig (übrigens auch auf Laubholz) häufen sich *Evernia furfuracea* und die zierlichen Behänge von *Usnea barbata* und *Bryopogon jubatus*, an einzelnen Stellen von den ausdrucksvollen *Usnea longissima* und *Alectoria sarmentosa* bereichert. An besonders alten Stämmen in ungestörten Waldteilen hüllt das zarte Silberfiligran von *Sphaerophorus coralloides* die Rinde ein.

Sehr verarmt ist der Moosbewuchs an den freistehenden Weidbuchen, welchen wir besonders auf den bis zum Gebirgskamm bewirtschafteten Südhängen des Feldbergs begegnen. Hier beherrscht *Pterigynandrum* vollkommen das Bild, nur ausnahmsweise in Wettstreit mit *Hypnum cupressiforme* var. *filiforme*. Dazu kommen vereinzelt kleine *Orthotrichen* (z. B. *O. pumilum*). Von den üppigen Polstern der *Antitrichia* fehlt jede Spur.

Moosverbände des faulen Holzes.

Über die hier auftretenden Gesellschaften habe ich mich schon eingangs (S. 267 ff.) ausführlich verbreitet und auch die Gründe angegeben, weshalb ich hier von der Benennung einzelner Verbände Abstand nehme. Ich würde es begrüßen, wenn ein jüngerer Bryologe, der über genügend Zeit verfügt, die Sukzessionen dieser sehr wechselvollen und wahrscheinlich standortskausal zu erklärenden Moosverbände in dynamischer Betrachtungsweise genauer untersuchte. Die Arbeit verspräche sowohl in soziologischer wie ökologischer Beziehung aufschlußreich zu werden. Besonders erfreulich wäre eine vergleichende Behandlung des Stoffes für sämtliche mitteleuropäischen Gebirge. Doch setzt dies sehr ausgedehnte und zeitraubende Feldbeobachtungen voraus.

Ich wiederhole zum Schluß, daß alle die hier unterschiedenen und benannten Verbände Idealgesellschaften darstellen, für die eine vereinfachte, d. h. abstrahierende Formulierung gewählt wurde. Die so geschilderten Moosverbände sind nichts desto weniger durchaus reelle Größen. Nur finden wir von ihnen meist lediglich Fragmente, die es zu erkennen gilt, oder — wegen der auf kleinstem Raum vielfach sich ändernden Standortsbedingungen — bunte Mosaike, aus verschiedenen Verbänden gemischt. Es handelt sich also nirgends um eine porträtgetreue Wiedergabe nach Art von Standortsprotokollen, sondern vielmehr um den Versuch einer Charakteristik, bei der Wichtiges betont und deutlicher herausgearbeitet, Zufälliges nach Möglichkeit unterdrückt wurde. Es schien mir nützlicher, diesen Niederschlag aus über vier Jahr-

zehnten bryologischer Feldtätigkeit in einer allgemeinen Formulierung zu geben, anstatt Fundortslisten oder Aufnahmen nach der Quadratmethode in ermüdenden Wiederholungen vorzulegen, da ihre sinnvolle Auswertung doch nur dann gelingt, wenn ihr die zahllosen, analytisch nicht belegten Erfahrungen langjähriger Feldbeobachtungen ausgleichend und helfend zur Seite stehen.

Literaturverzeichnis.

1. Bartsch, J., Pflanzengesellschaften und Vegetationsstufen im Schwarzwald. Bot. Jahrb., Bd. 72, Heft 1, 1941. — 2. Ders. J. und M., Über den natürlichen Gesellschaftsanschluß der Fichte im Schwarzwald und ihren Einfluß auf den Standort bei künstlichem Anbau. Allg. Forst- und Jagdzeitung, 117. Jahrg. 1941, Heft 2, 3. — 3. Cain, St. A., and Sharp, A. J., Bryophytic unions of certain forest types of the Great Smoky Mountains. The American Midland Naturalist, Vol. 20, no. 2, 1938. — 4. Du Rietz, G. E., Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, herausgeg. v. E. Abderhalden, Berlin und Wien, 1930, Abt. 11, Teil 5. — 5. Frey, E., Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Ein Beitrag z. Kenntnis der Besiedlungsweise von kalkarmen Silikatfels- und Silikatschuttböden. Jahrb. d. Philos. Fakult. II d. Univ. Bern, Bd. 1, 1921. — 6. Gradmann, R., Über Begriffsbildung in der Lehre von den Pflanzenformationen. Engl. Bot. Jahrb. 43, Beibl. 99, Leipzig 1909. — 7. Ders. Methodische Grundfragen und Richtungen der Pflanzensoziologie. Fedde, Repertorium. Beih. 131, 1941. — 8. Györffy, I., Über die Moose und ihre Substrate. Földtani Közlöny, Bd. 54, 1924. — 9. Herzog, Th., Die Laubmoose Badens. Bull. de l'Herb. Boissier, 2. sér., t. 4 (1904) t. 6 (1906). — 10. Ders., Geographie der Moose, Jena 1926. — 11. Höfler, K. (Wien) und Kronberger, H. (Bayreuth), Die Moosvegetation einiger Höhlen im Bayreuther Stubensandstein. Hedwigia. Bd. 81, 1/2, 1942. — 12. Mayer, C., Ein Beitrag zur Vegetationskunde der Wälder des südlichen Schwarzwaldes und zur Ökologie der Weißtanne und unserer 3 andern Waldbäume (Fichte, Buche und Traubeneiche). Fedde, Repertorium, 1935, Beih. 84. — 13. Müller, H., Ökologische Untersuchungen in den Karrenfeldern des Sigriswilergrates. Jahrb. d. Philos. Fakult. II d. Univ. Bern, Bd. 2, 1922. — 14. Müller, K., Moosflora des Feldberggebietes. Allg. Bot. Zeitschrift, no. 10, 11 u. 12 (1898), no. 1 (1899) u. folg. Karlsruhe 1899. — 15. Ders., Über Anpassungen der Lebermoose an extremen Lichtgenuß. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1916, Bd. 34, Heft 2. — 16. Ders., Über das Vorkommen von Kalkpflanzen im Urgesteingebiet des Schwarzwaldes. Mitt. d. Bad. Landesver. f. Naturk. und Naturschutz, Neue Folge, Bd. 3, Heft 10 ff., 1935. — 17. Ders., Über einige bemerkenswerte Moosassoziationen am Feldberg im Schwarzwald. Ann. Bryolog. 11 (1938). — 18. Ders., Das Waldbild am Feldberg, jetzt und einst, dargestellt auf Grund neuer Untersuchungen. Mitt. d. Bad. Landesver. f. Naturkunde und Naturschutz, 1939/40, n. Folge 4. — 19. Ochsner, F., Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges., 63, 1928. — 20. Paul, M., Die Kalkfeindlichkeit der Sphagna und ihre Ursache. Mittlg. d. k. bayr. Moorkulturanstalt, Heft 2, 1908. — 21. Schumacher, A., Floristisch-soziologische Beobachtungen an Hochmooren des südlichen Schwarzwaldes. Beiträge zur naturkundl. Forschung in SW. Deutschland, Bd. 2, Heft 2, 1937. — 22. Vareschi, V., Meereshöhe, Kontinentalität und Epixylenverbreitung. (Epixylenstudien I). E. Rübels Bericht über d. Geobot. Forschungsinstitut Rübel in Zürich f. d. Jahr 1933. Zürich 1934. — 23. Ders., Die Epiphytenvegetation von Zürich (Epixylenstudien II). Ber. d. Schweiz. Bot. Ges., Festband Rübel, 1936, Bd. 46. — 24. Württembergische Forstliche Versuchsanstalt. Waldmoose, 2. Aufl., Stuttgart 1936.

Notiz über blasse Cephalanthera und Tozzia.

Von **O. Renner.**

Vor einigen Jahren habe ich über blasse saprophytische Individuen von *Cephalanthera alba* und *Epipactis latifolia* berichtet (Flora Bd. 132, 1938, S. 225—233), und seitdem sind einige weitere Erfahrungen hinzugekommen. Durch briefliche Mitteilungen haben mich unterstützt die Herren: Prof. B. Huber in Tharandt, Prof. K. Sueßenguth in München, Prof. W. Vischer in Basel, Mittelschullehrer K. Wein in Nordhausen am Harz; durch Übermittlung lebender Pflanzen: Frau Dr. G. Preuß-Herzog in Jena und Herr Apotheker K. Branco, Leiter der Thüringischen Landesstelle für Naturschutz in Weimar. Allen Genannten sei für ihre Hilfe bestens gedankt.

1. Cephalanthera alba Simonkai[1]).

Die früher gefundene Pflanze war milchweiß bis rahmfarben, und ebenso die blassen Pflanzen von *Epipactis*. Aus dem Leutratal bei Jena brachte mir Frau Dr. Preuß am 19. Juni 1938 einen Stengel mit fast weißlichen Internodien, aber blaß grünlichgelben Blättern. Der Pigmentverlust ging hier also nicht so weit wie bei den von mir beobachteten Abweichern, und solche Unterschiede sind ja bei idiotypischen Chlorophylldefekten gewöhnlich, gleichgültig ob die Störung das Genom (im Extrem *f. albinotica*) oder primär die Plastiden (im Extrem *f. albina*) getroffen hat. Die Entwicklung der Pflanze war fast normal: der Stengel 27 cm lang, die 3 Laubblätter 7 cm lang und 2,5 cm breit, 4 entfaltete Blüten mit weißem Perigon.

Auf die Bedeutung der Erscheinung ist vor meiner Mitteilung hingewiesen durch Suessenguth (in Ber. Bayer. Botan. Ges. 21, 1934, S. 19), wo es heißt: „*Cephalanthera alba Simk. lusus eburnea* Wengenmayr. Pflanze ganz chlorophyllfrei. Nordbayern, Jura, Gegend von Kelheim, ohne nähere Angabe (Wengenmayr). Der vorliegende Fall

1) oder *C. pallens* L. C. Rich. — *C. Damasonium* Druce zu sagen oder zu schreiben weigere ich mich, obwohl dieser Name bei Mansfeld, Verz. d. Farn- und Blütenpfl. d. Deutschen Reiches, Ber. D. Bot. Ges. Bd. 58a, 1940, als verbindlich exhumiert worden ist.

(rein saprophytische Lebensweise?) wäre näher zu prüfen." In der durch Suessenguth bearbeiteten 2. Auflage des 2. Bandes der Hegischen Flora von Mitteleuropa (S. 506) ist diese Beobachtung ebenfalls erwähnt.

Im März 1938 schrieb mir Herr Prof. Huber, er habe schon Ende 1934, auf meine Plastidenarbeit in den Sitz. ber. d. Sächs. Akad. hin, einen — nicht abgeschickten — Brief an mich skizziert, in dem es u. a. heißt: „Im Juli vorigen Jahres haben wir auf einer Darmstädter Exkursion im berühmten Dögginger Orchideenwald bei Donaueschingen eine völlig farblose Cephalanthera gefunden . . . Ich interpretierte den Studenten den Fall dahin, daß bei einer mykotrophen Orchidee auch chlorophyllfreie Mutanten lebensfähig sind, ... Nachträglich kam mir allerdings der Gedanke, daß der farblose Sproß vielleicht am selben Wurzelstock mit grünen Nachbarexemplaren stand, was wir durch Nachgraben nicht nachgeprüft hatten, oder daß derselbe Stock andere Jahre grüne Sprosse geliefert hat." — Ein derartiges Vorkommnis ist mir im Botanischen Garten in Jena von *Glechoma hederacea* zu Gesicht gekommen: ein gut entwickelter, 30 cm langer Kriechsproß mit 6 Paaren völlig chlorophyllfreier, auf gelblichweißem Grund rötlich überlaufener Blätter mit violett angelaufenen Internodien, an jedem Knoten bewurzelt, wäre vermutlich so lange fortgewachsen, wie er mit einem assimilierenden Sproß in Verbindung stand. Bei den von mir selber beobachteten blassen Orchideen war ein derartiger Zusammenhang mit grünen Sprossen sicher nicht gegeben, und daß dasselbe Rhizom in zwei aufeinander folgenden Jahren einen farblosen Stengel trieb, ist bei *Epipactis* festgestellt.

Auf die Fähigkeit der grünen *Cephalanthera*, zeitweise ganz unterirdisch zu leben, hat Ziegenspeck aufmerksam gemacht. Die Standorte am Landgrafenberg bei Jena, von denen ich früher berichtete, habe ich seitdem weiter beobachtet. Wo 1936 *C. alba* in Menge vorhanden war, ist sie seitdem kaum mehr zu sehen gewesen.

2. Cephalanthera longifolia Fritsch.

Im Juni 1938 schrieb mir Herr Wein, „daß zwei blasse gelblichgrüne Exemplare von C. longifolia am Frohnberge bei Martinroda" (unweit Ilmenau im Thüringer Wald) „gegenwärtig blühen". Nach der genauen Beschreibung des Standortes konnte ich die Pflanzen auffinden, neben einer großen Zahl normaler. Der eine Stengel wurde zur Untersuchung mitgenommen. Er war 27 cm lang und trug noch eine vollkommen entwickelte Blüte, 7 andere schienen abgefallen; er hatte 3 Niederblätter, 7 Laubblätter, das größte 8 cm lang, 1,5 cm breit, zitronengelb, alle mit einem oder einzelnen sehr unregelmäßig angeordneten,

1—35 mm langen grünen Streifchen. Solche grünen Inseln besaßen auch die sonst farblosen Blätter der *Epipactis* vom Filsberg, die zwei Jahre nacheinander farblos trieb. Die grünen Streifen hatten große Chloroplasten, die gelben Bezirke sehr blasse Plastiden, soweit solche überhaupt gut erhalten waren. Die Spaltöffnungsschließzellen — nur unterseits — waren mit stärkeführenden Plastiden angefüllt (Stärke von Jod rötlich gefärbt), nicht anders als bei der normalen Form. Der Chlorophyllverlust war also auch hier nicht absolut, ganz wie bei *Epipactis*. Modifikative Schwankungen der Färbung kommen bei defekten Plastiden ja oft vor.

3. Cypripedium calceolus L.

Am 6. Juni 1938 fand Herr Branco im Hainwald bei Weimar einen auffallenden Stengel des Frauenschuh. Das mir lebend übersandte Stück war von der Schnittfläche bis zur oberen Blüte 29 cm lang und trug 2 fast normal große Laubblätter. Diese waren wie die Achse hell gelblichgrün, die Nerven verhältnismäßig gut grün und je stärker um so besser grün, die Felder zwischen den Nerven im durchfallenden Licht fast farblos; die Blattflächen stark gefaltet, die Nerven nach unten vorspringend, die dazwischen liegenden Felder nach oben gewölbt, also die Blätter unvollkommen entfaltet. Die zwei Blüten waren voll entwickelt und geöffnet, fast normal groß, Lippe und übrige Perigonblätter blaß gelb, die beiden seitlichen Perigonblätter ebenso, doch mit leichten rötlichbraunen Streifen, das unter der Lippe stehende Doppelblatt noch schwächer pigmentiert, das letzte Blatt ganz ohne Braun; das Staminodium weißlich, außen braunrot gefleckt.

An den Nerven enthielt das Mesophyll ziemlich große Chloroplasten, zwischen den Nerven waren die Plastiden klein, sehr zart grünlich gefärbt, stellenweise schienen Plastiden ganz zu fehlen. Das merkwürdigste im Bau der Blätter ist, daß Spaltöffnungen (unterseits) nur den stärkeren Nerven entlang, über dem hier lockeren grünen Gewebe, und oft nur im unreifen Zustand zu finden sind, während sie auf der übrigen Fläche, über dem gar nicht ausdifferenzierten Mesophyll, völlig fehlen. In dieser Beziehung ist die Störung hier also viel tiefer als bei den übrigen blassen Orchideen, die in bezug auf den Chlorophyllbesitz noch entschiedener enterbt waren.

Herr Branco hatte die Freundlichkeit, die Pflanze auch in den beiden nächsten Jahren zu beobachten und mir am 31. Mai, am 3. Juni und am 16. Juni 1939 sowie am 15. Mai 1940 darüber zu berichten. Sie war im Jahr 1939 „bedeutend grüner“ als 1938, aber doch „in der

Entwicklung gegenüber den normalen Exemplaren um vielleicht 14 Tage zurück". Ein Mitte Juni entnommenes Laubblatt erschien völlig normal und trug auf der ganzen Unterseite zahlreiche große Spaltöffnungen. Im Jahr 1940 vollends machte der Stock „einen ganz normalen Eindruck".

Vermutlich hat es sich hier also nur um eine vorübergehende, durch irgendwelche Beeinträchtigung der Ernährung hervorgerufene Entwicklungsstörung gehandelt. Vollsaprophytischer Frauenschuh ist ja auch nicht zu erwarten, weil bei erwachsenen Pflanzen die Verpilzung zu fehlen pflegt.

4. Tozzia alpina L.

Herr Prof. W. Vischer teilte mir vor kurzem brieflich mit, er habe als Student vor etwa 30 Jahren im Kanton Uri eine vollkommen chlorophyllfreie, sonst normal aussehende *Tozzia* unter einer Anzahl grüner Pflanzen gefunden. Das ist in der Sphäre des Parasitismus das genaue Gegenstück zu den holosaprophytischen Formen von *Cephalanthera* und *Epipactis*. *Tozzia* bleibt ja bekanntlich im ersten Jahr oder in den zwei ersten Jahren nach der Keimung als holoparasitisches Pflänzchen mit farblosen Schuppenblättern im Boden, um erst nach einer gewissen Erstarkung über den Boden zu treten und zu ergrünen. Daß bei diesem Verhalten der Jugendform auch die blühbare hapaxanthische Folgeform sich ganz heterotroph zu ernähren vermag, ist nicht erstaunlich. Die *Melampyrum*-Arten, unter denen ich vergeblich nach erwachsenen blassen Pflanzen suchte, sind schon als Sämlinge mit großen epigäischen Kotyledonen auf eigene Photosynthese ebenso angewiesen wie eine ganz autotrophe Pflanze und werden zugrunde gehen, wenn der Chlorophyllapparat schadhaft ist.

Über die Membranverkieselung einiger Pflanzenhaare.

Von **Helga Beyrich.**

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Gießen.)

Mit 16 Abbildungen im Text.

In der Membran der Haare von *Ficus carica* sind Strukturen nachweisbar, die bisher noch nicht die Aufmerksamkeit der Autoren auf sich gelenkt zu haben scheinen. Namentlich in großen, dickwandigen Haaren werden solche leicht sichtbar — vor allem nach Aufhellung in Karbolsäure oder Glyzerin. Erstere wurde nach Küsters Angaben (1897) angewandt: sie läßt eine Differenzierung der Membran deutlich werden, indem diese stellenweise in einem für verkieselte Membranen charakteristischen rötlichen Glanz erscheint. Bei längerem Liegen in dem genannten Aufhellungsmittel oder in dem Nelkenöl, in das man mit Küster die Präparate zu übertragen und zu beobachten pflegt, verlieren die Differenzierungen an Deutlichkeit und sind schließlich überhaupt nicht mehr wahrzunehmen. Dieselben unerfreulichen Wirkungen auf die Sichtbarkeit unserer Strukturen hat die aufhellende Behandlung mit kochendem Glyzerin. Ich folge Küster (1897) und anderen Autoren, die sich derselben Methode bedient haben (vgl. Wieler 1939), wenn ich die im Karbolpräparat rötlich leuchtenden Anteile als verkieselt anspreche. Auf anderem Wege den Kieselsäurereichtum der von uns mit der Karbolmethode sichtbar gemachten Membrananteile nachzuweisen, ist bei der Kleinheit und Zartheit der Objekte schwierig. Ein Mikroveraschungsapparat stand mir zur Prüfung der Frage leider nicht zur Verfügung.

Herr Prof. Buscalioni (Bologna) hatte die große Freundlichkeit, für mich aus Toscana Blätter von *Ficus carica* zu schicken, die sich als besonders geeignet erwiesen. Auch an dieser Stelle möchte ich ihm für seine Bemühungen meinen ergebensten Dank aussprechen.

Meine nachfolgenden Mitteilungen werden sich in der Hauptsache auf das von Herrn Prof. Buscalioni gesandte Material beziehen, da das Gießener und das von anderen Standorten stammende von jenen Strukturen nichts oder allzu wenig zeigte. Weiterhin habe ich die Haare

der Sprosse von *Humulus lupulus* untersucht, deren sehr stark verdickte Wände häufig ähnliche nach Karbolbehandlung deutlich sichtbare Differenzierungen aufweisen. Außer dem aus Gießen stammenden Material stand mir dasjenige zur Verfügung, das Herr Professor KÜSTER von einem besonders heißen, trockenen Standort am Bodensee für mich gesammelt hatte, und an dem die uns interessierende Membranverkieselung besonders stark war. Ich werde im folgenden hauptsächlich von den Haaren von *Ficus carica* sprechen und die an *Humulus lupulus* beobachteten Strukturen nur vergleichsweise zur Sprache bringen.

Herrn Professor Dr. KÜSTER, der auf die von ihm wahrgenommenen Membranstrukturen meine Aufmerksamkeit lenkte, danke ich für seine Bemühungen herzlich. —

Die für uns besonders wichtigen Haare von *Ficus carica* sind einzellig und scharf zugespitzt. Für unsere Beobachtungen brauchbar sind namentlich diejenigen, deren Membranen etwa 20 oder mehr μ dick sind. Ihr Dickenwachstum setzt nicht nur äquidistant zur Oberfläche der Haarzellen eine Membranschicht nach der anderen ab, so daß auf dem optischen Längsschnitt dem äußeren Kontur des Haares viele parallele Linien folgen; dazu kommen gürtelähnliche lokale Verdickungen, die an der Basis vieler Haare sich entwickeln; wir sehen weiterhin, daß das Membrandickenwachstum auch das Lumen mit „Kappen" wechselnder Höhe erfüllt, so daß schließlich bis zum Fußteil des Haares das ganze Lumen mit deutlich geschichteter Zellwandsubstanz gefüllt erscheint. Im oberen Teil derselben Membran wenden die Kappen ihre konvexe Fläche der Spitze, im unteren der Basis des Haares zu; im Fußteil des Haares entwickelt sich schließlich in vielen Fällen ein Zystolith. Kurze und lange Haare, solche mit und andere ohne reichliche Kappenfüllung, zystolithenführende und zystolithenfreie finden wir in jedem Präparat in wechselnder Zahl nebeneinander.

Die Form der verkieselten Anteile wechselt. Wir wollen versuchen, die Formen in eine Reihe zu bringen. Meist stellen die rötlich erscheinenden Membrananteile ring- oder gürtelförmige Gebilde dar und zeigen sich vielfach nur in den basalen oft zwiebelartig verdickten Teilen des Haares. Im einfachsten Falle hat der verkieselte Anteil auf dem optischen Querschnitt Dreiecks- bis Halbkreisform (vgl. Abb. 10 A und B, sowie a und c). Neben gedrungenen Formen finden wir solche, die nach einer oder beiden Seiten messerschneidenartig zugeschärft sind (Abb. 1). Ihr äußerer, d. h. der Haaroberfläche zugewandter Umriß verläuft häufig parallel zu dem der Haarmembran, der innere entfernt sich nach oben zu von dem inneren Kontur der Membran (Abb. 1).

Sehr häufig sind die Fälle, in welchen das in den aufgehellten Präparaten in rötlichem Glanz erscheinende Verkieselungsfeld auf dem optischen Haarlängsschnitt durch große Höhe auffällt; sein oberer Teil geht wie eine haarscharfe Messerschneide zur Spitze der Zelle hin (Abb. 2):

Abb. 1. Längsschnitt durch die basalen Anteile einer Haarmembran von *Ficus carica*. Die verkieselten Anteile sind hier wie in den folgenden Abbildungen schwarz ausgefüllt.

Abb. 2. Dasselbe mit gürtelförmig verdickter Membran.

wie die unteren dicken Anteile sind auch die schmalen oberen im allgemeinen scharf begrenzt.

Besonders reich wird die Differenzierung der Haarmembran dann, wenn über dem nach oben sich messerschneidenartig auskeilenden verkieselten Anteil nach der Spitze des Haares hin ein zweiter ähnlicher sich entwickelt, der sich nach oben verbreitern und alsbald die Breite des Haares ganz oder fast völlig einnehmen kann; auf diese Weise wird der Membran des Haares eine in der Richtung ihrer Längsachse sich vollziehende rhythmische Struktur gegeben. Abb. 3 zeigt eine Haarmembran mit zwei solchen ungleich geformten Verkieselungsfeldern, die nicht miteinander verbunden sind. Das untere hat im Querschnitt die Gestalt einer kurzen Messerschneide; sie ist dick (11 μ; Höhe 47 μ), nimmt jedoch nicht die ganze Breite der Membran ein; das obere ist lang (Höhe 90 μ, Breite 6 μ) und pfriemenartig ausgebildet und endet beiderseits mit einer scharfen Schneide. Abb. 4 zeigt eine ähnliche rhythmische Entwicklung der Verkieselung; die beiden Verkieselungsfelder stehen hier durch eine dem äußeren Kontur des Haares folgende Schicht miteinander in Verbindung (Länge des gesamten verkieselten Anteils 175 μ).

Abb. 3. Rhythmische Verkieselung. — Um nicht das ganze Haar zu zeichnen, sind zweimal die Konturen der Membran unterbrochen worden (punktierte Linien!).

Außerordentlich häufig endet die verkieselte Zone auch nach unten stumpf messerschneidenartig; gegen die nichtverkieselten nach unten folgenden Anteile der Membran erfolgt die Grenze durch einen scharfen Schnitt, der die äußere Oberfläche der Haarmembran

erreicht oder von ihr durch eine zarte Lamelle getrennt wird (vgl. Abb. 4 rechts).

Nicht minder häufig sind Figuren, welche zwei schiefgerichtete Grenzflächen zustande kommen lassen (vgl. Fig. 10f oder 4 links). Ähnliche Formen wie am unteren wiederholen sich auch am oberen Ende des Verkieselungsfeldes (Abb. 7), so daß auch bei Verkieselungsfeldern geringer Höhe oben und unten solche Messerschneiden sich entwickeln können, ja daß sogar mehr als eine Messerschneide an einem Ende erscheinen kann (W-förmiger Grenzlinienverlauf — Abb. 5 rechts).

Abb. 4. Ähnliche Strukturen in der Membran eines Haares, dessen Lumen sehr weit durch geschichtete Membranmassen erfüllt ist; die unterste Schicht ist verkieselt. Hier wie in späteren Abbildungen sind die Schichtengrenzen der Haarmembranen durch gestrichelte Linien wiedergegeben. — Die punktierten Linien deuten eine Unterbrechung der Abbildung an — wie in Abb. 3.

Ich glaubte, ausführlich auf diese Mannigfaltigkeiten, die die Strukturen der Haare meines Objektes besonders häufig auszeichnen, eingehen zu sollen, und möchte meine Liste noch durch weitere, seltener beobachtete Formen ergänzen.

Abb. 5. Membran mit V- oder W-förmig gestutzten Verkieselungsfeldern.

Bei Durchsicht zahlreicher Präparate macht man Bekanntschaft mit verkieselten Anteilen abweichender Form. Während im allgemeinen die Differenzierungen durch ihre Symmetrie auffallen, d. h. die in den beiden Flanken der Haarmembran sichtbar gemachten differenten Anteile sich spiegelbildlich genau entsprechen, begegnet man hie und da Haaren, deren verkieselte Anteile im Umriß ihrer basalen Enden kleinere oder größere Unterschiede erkennen lassen (vgl. Abb. 5). Gesetzmäßigkeiten in den Abweichungen von der Radiärsymmetrie fielen mir dort auf, wo die zur Oberfläche des Blattes schiefwinklig orientierten und gekrümmten Haare auf ihrer konvexen Flanke eine andere Verkieselung erfahren als auf der konkaven, der Blattoberfläche zugeneigten (Abb. 6).

Sehr überraschende Formen anscheinend sich gesetzlos vollziehender Abweichungen von der Symmetrie habe ich an den Haaren von *Humulus lupulus* wiederholt wahrgenommen. Wir werden später noch auf sie einzugehen haben.

Schließlich wären diejenigen Sonderformen zu erwähnen, bei welchen der verkieselte Anteil nicht die Form eines zylindrischen oder kegelstumpfähnlichen Gürtels besitzt, sondern in welchen die Ausbildung derselben Membranqualitäten auch im mittelsten Teile des Haares, d. h. in dem von vielen Kappen erfüllten Lumen vor sich geht. Dann entstehen verkieselte Anteile von H-ähnlichem Querschnitt (Abb. 7). Seltener ist die Ausbildung von zwei solchen Querplatten nachzuweisen. Eine letzte Sonderform liegt vor, wenn der sonst hohlkegelförmige verkieselte Anteil mit Substanz ähnlicher Qualitäten ausgegossen scheint und im Innern des Haares auf diese Weise ein massiver, kegelgleicher Körper zustande kommt (Abb. 8).

Abb. 7. Verwickeltes Verkieselungsbild: die verkieselte Gürtelbildung (Höhe 7 μ) kombiniert sich mit einem Verkieselungsdiaphragma. Darüber im zelluloseerfüllten Lumen des Haares eine verkieselte Uhrglasform und noch höher eine verkieselte bikonkave Linse, darunter ein verkieselter Zystolithenzapfen; in der Membran sind streckenweise verkieselte Lamellen sichtbar (durch verstärkte voll ausgezogene Linien kenntlich gemacht).

Abb. 6. Ein zur Blattfläche schief geneigtes Haar: die Verkieselung der Konvex- und Konkavflanke zeigt Unterschiede. An der konkaven Flanke scheinen Felder starker und schwächerer Verkieselung aneinander zu stoßen (letztere durch Punktierung der Fläche angegeben).

Die Membranen der Haare von *Ficus carica* zeigen deutliche Schichtung. Es fragt sich, wie die oben für die Membranen beschriebenen Differenzierungen und ihre Grenzen sich zum Verlauf der Verdickungsschichten verhalten. Wir ziehen zum Vergleich die zweispitzigen Haare heran, welche an Stengeln und Blättern von *Humulus lupulus* sich finden, und über deren Membrandickenwachstum bereits Franz (1935) sich eingehend geäußert hat. Seine Angaben über die Mannigfaltigkeit des Membranbaues dieser Haare glauben wir durch die nachfolgenden ergänzen zu können, nachdem wir mit der Karbolsäuremethode das Schichtungsbild der Membranen uns deutlich gemacht haben.

Abb. 8. Verkieselter kegelförmiger Körper.

Abb. 9 zeigt das Schichtungsbild einer Hopfenhaarspitze (schematisiert), das durch die nach oben und unten sich auskeilenden Schichten gekennzeichnet wird, die nach Karbolbehandlung so deutlich wahrnehm-

bar werden, daß wir sie als verkieselt ansprechen dürfen. Von vielen Objekten sind bereits Beispiele für Membranverdickungen bekannt, deren Schichten keineswegs das ganze Zellenlumen auskleiden, sondern nur einen Teil desselben; handelt es sich bei den mit Abb. 9 veranschaulichten Strukturen um solche unvollständige Verdickungslagen, die nicht einmal die ganze Haarspitze, sondern nur den oberen und den unteren Teil derselben auskleiden? — Oder sind die nach Aufhellung deutlich gewordenen und in unserer Abbildung dunkel eingetragenen keilähnlich zugeschärften Schichten nicht mit den Verdickungslagen der Membran identisch? Es wäre zu prüfen, ob die als verkieselt bezeichneten Anteile der Membran mit dem Verlaufe ihrer Grenzen von dem der Verdickungsschichten unabhängig sind, oder ob die durch Verkieselung wahrnehmbar gewordenen Lamellen einzelnen Verdickungsschichten der Membran entsprechen und das Bild sich auskeilender Schichten in das System äquidistant verlaufender vollkommen entwickelter Verdickungslamellen eintragen.

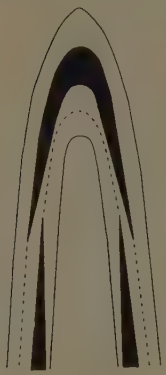


Abb. 9. Spitze eines Kletterhaares von *Humulus lupulus*. Schematisiert. Die Grenzen der Schichten — soweit an ihnen keine Verkieselung in Frage kommt — sind durch gestrichelte Linien wiedergegeben.

Unsere schematisierte Abbildung 9 legt es wohl nahe, an die Abhängigkeit dieses und ähnlicher Bilder von der Ausbildung unvollkommener und messerschneidenscharf sich auskeilender Verdickungsschichten zu glauben. Es ist nicht immer leicht, die Beziehungen der verkieselten Anteile zu dem Verlauf der Appositionsschichten klarzulegen, da an vielen Objekten — namentlich auch an *Ficus carica* — zumal nach Anwendung der aufhellenden Mittel die Wachstumsschichten nicht immer so deutlich sichtbar sind, wie wir es wohl wünschen möchten. Wir wollen zunächst prüfen, ob die von uns beobachteten Formen der Verkieselungsfelder mit der Annahme vereinbar sind, daß die Grenzen der letzteren mit den Schichten des Dickenwachstums zusammenfallen — und kehren hierbei zunächst wieder zu den für *Ficus carica* festgestellten Verhältnissen zurück.

Daß die Verkieselung sich auf einzelne Lamellen beschränken kann, wie sie das Dickenwachstum der Membran liefert, ist nicht zweifelhaft. In sehr vielen Fällen finden wir nur die innerste Lamelle der Haarmembran verkieselt und auch diese nur in einer 10—20 μ hohen Zone: nach oben setzt sich die verkieselte Lamelle unverkieselt fort.

Auch Franz (a. a. O.) hat für sein Objekt Membranlamellen geschildert, welche unten und oben im Haare qualitativ verschieden waren.

Schwieriger zu beurteilen sind die breiten Verkieselungsfelder, die zumal im basalen Teil der Haarmembranen erscheinen, und die auf dem optischen Querschnitt halbmond-, retorten- oder messerklingenähnliche Formen aufweisen. Bei Verkieselungsmassen wie den in Abb. 10a und b gezeigten wäre es wohl vorstellbar, daß der nach Aufhellung sichtbar werdende Körper aus lokal gebildeten gürtelförmig rundum angesetzten Verdickungslamellen besteht (Abb. 10A). Auf die Prüfung dessen, was vorstellbar erscheint, bleiben wir leider in sehr zahlreichen Fällen angewiesen, da — wie wir bereits hörten — nach Anwendung von Aufhellungs- und Quellungsmitteln, die für unsere Untersuchungsweise unerläßlich ist, der Verlauf der Schichten so oft nicht deutlich genug wahrnehmbar ist. Vorstellbar freilich wäre demselben Körper gegenüber auch der in Abb. 10B gezeichnete Verlauf der Schichten, dem überall — und auch in der gürtelförmigen Verdickung der Membran — gleichmäßiges Appositionswachstum und die Ausbildung von Schichten zugrundegelegt sind, die über die Grenzen des Verkieselungsfeldes hinwegstreichen und nur stellenweise — etwa an seinem äußeren Kontur — konform mit seinen Umrissen verlaufen.

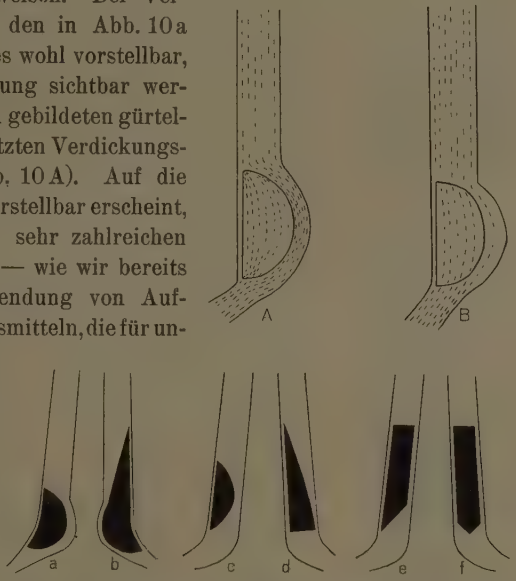


Abb 10. Schematische Darstellung der Membranschichten (A und B) und der Verkieselungsfelder (a bis f) von *Ficus carica*. a und b Membranen mit Verdickungsgürtel; c bis f Membranen mit parallelen Konturen (vgl. Text).

Bei Verkieselungsfeldern, die (vgl. Abb. 10c) zwischen parallelen Membranumrissen liegen, wird es schwer, die Schichtungsmöglichkeit A für wahrscheinlich zu halten; als unmöglich dürfen wir ohne Zaudern denselben Verdickungsmodus gegenüber Formen wie d, e und f ausschließen.

Bei Durchsicht zahlreicher Präparate vermißt man keineswegs solche, die ihre Membranschichten mit befriedigender Deutlichkeit er-

kennen lassen. Vor ihnen gewinnt man den Eindruck, daß der Schichtenverlauf Abb. 10 B zum wenigsten eine weite Verbreitung bei unseren Objekten hat. Mit schief- oder rechtwinkliger Schneidung gehen die Schichten des Membrandickenwachstums über die Umrisse des Verkieselungsfeldes hinweg. Andererseits ist ein Einfluß der Dickenwachstumsschichten auf Form und Ausdehnung des Verkieselungsfeldes oftmals nicht zu übersehen. Wir erschließen einen solchen Einfluß des Schichtenverlaufes auf Form und Grenze des Verkieselungsfeldes z. B. aus dem häufigen Auftreten messerschneidenscharf sich zuspitzender Kieselschichten, die in ihren dünnsten oberen Anteilen offenbar den Membranschichten des Dickenwachstums folgen — überdies aus der Struktur der mit zackigen Umrissen im Basalteile des Haares ihr Ende erreichenden Verkieselungsfelder: gar nicht selten sieht man an diesen, daß die spitzen Zacken (vgl. Abb. 11) einer besonders deutlich ausgeprägten Schicht der Haarmembran entsprechen, so daß die Grenzen des Verkieselungsfeldes, den Schichten des Dickenwachstums folgend, besonders weit vorgetragen zu werden scheinen; Beziehungen der letztgenannten Art sind indessen an vielen anderen Haarindividuen nicht zu bestätigen. Bessere und oft wahrhaft überraschende Aufschlüsse über die hier dargestellten Beziehungen gaben mir wiederholt die Haare von *Humulus lupulus*. Die Mineralisation der Haarmembranen geht bei diesen — wenigstens was das Bodenseematerial betrifft — weit über das hinaus, was die Haare von *Ficus carica* (Bologna) zeigen; namentlich die Spitzen der Kletterhaare sind stark verkieselt, zuweilen sogar die weitaus größten Anteile des ganzen Haares; wiederholt fiel auf, daß die aufgerichteten basoskopen Haarspitzen stärker verkieselt waren als die zur Achsenoberfläche hingeneigten (akroskopen). Die Abhängigkeit der Verkieselung vom Verlauf der Appositionslamellen gibt den Haaren eine auffallend gestufte Struktur (vgl. Abb. 12); solche Stufen habe ich an den die Spitzen der Haare in Anspruch nehmenden Verkieselungen gefunden — seltener am Rande der an den Haarbasen entwickelten Kieselfelder.

Abb. 11. Verkieselte Anteile mit deutlichem Verlauf der Verdickungsschichten (gestrichelte Linien).

Abb. 12. Spitze eines Kletterhaares von *Humulus lupulus;* gestufte Grenzen des Verkieselungskörpers.

Vollends deutlich wird die Unabhängigkeit der Grenzen der verkieselten Membrananteile vom Verlauf der Verdickungsschichten dann, wenn die Verkieselung sich nicht auf die äußeren Schichten der Haarmembran beschränkt, sondern auch den mit Membrankappen erfüllten Raum des ehemaligen Haarlumens durchquert (Abb. 13). Auch in diesem Falle der massiven Haarspitzenfüllung macht sich aber zuweilen die Wirkung der Appositionsschichten auf die Grenzen der Verkieselungsareale auffällig; ich wähle ein Beispiel aus der Reihe der von mir untersuchten *Humulus*-Haare und verweise nochmals auf Abb. 12: die Grenze der Verkieselungsanteile hat reifenähnliche Leisten, die den Appositionslamellen des Haares entsprechen. Beim Hopfen sind solche massive Spitzenverkieselungen besonders häufig — wir sprachen schon oben von ihnen.

Abb. 13. Verkieselungsgürtel und Verkieselungsdiaphragma, dessen Grenzen die Schichten der Membranmassen überschneiden (*Ficus carica*).

Wenn wir nach Gewinnung dieser Erfahrungen und nach Feststellung der weiten Verbreitung der Fälle, in welchen die Selbständigkeit der Grenzen des Verkieselungsfeldes erkennbar wird, zur Betrachtung des in Abb. 9 dargestellten Schemas zurückkehren, so werden wir auch dem hier vorgelegten Linienverlauf gegenüber für wahrscheinlich halten dürfen, daß die sich scharf auskeilenden Lamellen verkieselter Qualität nicht unvollkommenen Verdickungsschichten der Membran entsprechen, sondern Verkieselungslamellen, die ihre Grenzen unabhängig von jenen in die Membranmasse vorschieben, wenn sie auch mit ihrer größten Ausdehnung dem Verlauf der Verdickungsschichten folgen.

Die Frage liegt nahe, welche Faktoren Form und Grenzen der Verkieselungsfelder bestimmen, wenn die vom Dickenwachstum gegebene Schichtenbildung nicht als bestimmend in Betracht kommt. Bei Durchsicht unserer Abbildungen bereits fällt auf, wie häufig schiefwinklig die Membranmasse durchschneidende Verkieselungsfelder auftreten (Abb. 4, 6, 10 e, f u. a.); ihre Schieflage ist sehr oft von innen nach außen absteigend, doch fehlt es nicht an Beispielen für entgegengesetzte Orientierung, wie bereits die nicht seltenen V- und W-förmig gestutzten Enden (vgl. Abb. 10 f, 11 u. a.) dartun. Die Häufigkeit, mit der sich solche Schiefflächen wiederholen, führt zu der Annahme, daß diese kegelmantelähnlichen Flächen vielleicht eine submikroskopische Struktur der Membran zum Ausdruck bringen: hierfür spricht, daß an verstümmelten Haaren von *Ficus carica* oftmals am Bruchende ganz ähnliche

Hohlkegelflächen erscheinen (vgl. Abb. 14); mit ihnen sind die von KÜSTER (1935, 522; Abb. 277) dargestellten, auf Lösung der Zellwandsubstanz zurückgehenden zu vergleichen. In beiden Fällen werden auf dem optischen Längsschnitt freilich immer nur schief orientierte Oberflächen erkennbar, die von außen nach innen absteigen.

Abb. 14. Bruchstelle eines Haares von *Ficus carica*.

Wieder liegt Veranlassung vor, auf *Humulus lupulus* zurückzukommen. Sind die Haare von *Ficus carica* mannigfaltig hinsichtlich ihrer Membranstruktur, so erscheinen sie bei *Humulus* oft völlig gesetzlos und „willkürlich" wechselnd. Die bereits für *Ficus carica* und ihre radiärsymmetrischen Haare im Membranbau nachgewiesenen Störungen der Symmetrie sind bei *Humulus* außerordentlich häufig und sinnfällig; daß die obere und die untere Flanke des dorsiventralen Kletterhaares hinsichtlich der Verkieselung sich unterscheiden, ist oft wahrzunehmen — bald ist die obere, bald die untere Flanke reicher an Kieselsäure. Auf diese Weise kann eine „willkürliche" Überschneidung des Schichtensystems durch die Umrisse des Verkieselungsfeldes nicht ausbleiben (vgl. Abb. 15). Ebenfalls von *Humulus* stammt die in Abb. 16 dargestellte Haarspitze, auch sie ist kräftig verkieselt; auffallend ist, daß ihre Verkieselung mit einem kugelsegmentähnlichen Anteil aussetzt — der Vergleich mit einer eingeschlossenen Blase, deren größte Höhe (11 μ; Breite 34 μ) die zahlreicher Verdickungslamellen in Anspruch nimmt, ist nicht von der Hand zu weisen; in derselben Haarspitze schien eine zweite „Blase" zu liegen, deren Form und Lagerungsverhältnisse leider nicht völlig klar waren. Was für Umstände das lokale Aussetzen der Verkieselung bewirken (lokale Lä-

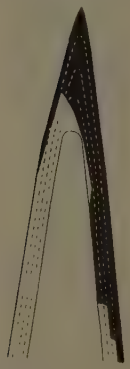


Abb. 15. Ungleichmäßige Verkieselung im Haar von *Humulus lupulus*.

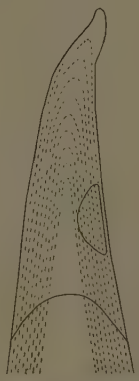


Abb. 16. Blasenähnliche nicht verkieselte Räume in der Membran eines massiv mit Zellwandsubstanz erfüllten Haares von *Humulus lupulus* (vgl. Text). Von einer schwarzen Ausfüllung der verkieselten Anteile ist bei dieser Abbildung Abstand genommen. Die Grenzen des Verkieselungsfeldes sind unten durch einen Kreisbogen kenntlich gemacht.

sionen der Haarmembran oder der Kutikula?), läßt sich nicht feststellen. —

Die Behandlung der Grenzen des Verkieselungskörpers macht noch einen Hinweis auf diejenigen Fälle notwendig, in welchen von solchen schlecht die Rede sein kann. Sehr häufig sieht man nämlich, daß die verkieselten Anteile zur Basis des Haares hin scharf umgrenzt sind, nach oben aber unscharf in diejenigen übergehen, die nach Karbolbehandlung keine Verkieselungsanzeichen erkennen lassen; wir folgern, daß alsdann die Verkieselung von unten nach oben allmählich schwächer wird. Ein ähnliches Verlöschen der Grenzen kann sich — anscheinend seltener — auch in der Querrichtung der Haare bemerkbar machen.

Die in der von Membrankappen gebildeten zentralen Säule liegenden verkieselten Anteile fallen nach Karbolbehandlung nicht selten durch unterschiedliches Lichtbrechungsvermögen benachbarter Zonen aus; es handelt sich wohl auch hier um schwach oder stark verkieselte Stücke, die mit scharfer oder unscharfer Grenze aneinanderstoßen können; möglicherweise liegen auch Unterschiede in der Struktur des zellulosigen Substrates vor, welche das differente optische Verhalten benachbarter Anteile erklären.

Die hier namentlich für *Ficus carica* beschriebenen Membranstrukturen sind offenbar auch bei anderen Familien des Pflanzenreiches weit verbreitet. Ich fand Strukturen, die unseren in Abb. 10e dargestellten entsprechen, bei *Ulmus campestris* und einigen Borraginaceen (*Anchusa altissima*, *Symphytum officinale*). Kohl (1889, Taf. VIII, Fig. 28) bildet für die Brennhaare von *Urtica* Membranen ab, die mit ähnlichen sich scharf auskeilenden verkieselten Schichten ausgestattet sind wie unsere Objekte.

Zusammenfassung.

1. Die Membranen der Haare von *Ficus carica* sind sehr oft — anscheinend besonders oft bei Exemplaren sonniger Standorte — stark verkieselt; die Verkieselung beschränkt sich in vielen Fällen auf einzelne Schichten. Verkieselte Schichten können beiderseits zwischen unverkieselten liegen.

2. Durch lokale Verkieselung schmaler oder breiter Anteile einzelner oder mehrerer benachbarter Schichten können verkieselte Gürtel wechselnder Breite und Höhe in der Membran zustandekommen.

3. Die Querschnittsform der Gürtel und ihre Grenzen sind oftmals vom Verlauf der Verdickungsschichten unabhängig.

4. Die kegelstumpfähnliche Form der Gürtel wird aufgegeben, wenn in ihrer Mitte durch die kappenerfüllten zentralen Anteile des Haarlumens eine verkieselte Querplatte sich entwickelt, deren Form und Grenzen vom Verlauf der Verdickungskappen unabhängig sind, oder das kegelige Lumen vollständig von verkieselter Membransubstanz erfüllt wird.

5. Die Grenzen der verkieselten Membranfelder sind im allgemeinen scharf; fehlt ihnen die Schärfe, so scheinen in ihnen ungleich stark verkieselte Anteile vorzuliegen. Auch bei der Verkieselung der zentralen, kappenerfüllten Anteile liegen zuweilen solche von anscheinend ungleichstarker Verkieselung unmittelbar nebeneinander.

6. Die Mannigfaltigkeit auch der an einem Präparat nebeneinander gefundenen Haare von *Ficus carica* ist außerordentlich groß — sowohl was die Schichtenfolge betrifft, als auch ihre Verkieselung. Die Frage, welche äußeren oder inneren Bedingungen für diesen Wechsel der Struktureigentümlichkeiten verantwortlich zu machen sind, bleibt unbeantwortet.

Literaturverzeichnis.

Franz, H., Beiträge zur Kenntnis des Dickenwachstums der Membranen (Untersuchungen an den Haaren von Humulus lupulus). Flora **129**, 287 (1935). — Kohl, F. G., Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. Marburg (1889). — Küster, E., Die anatomischen Charaktere der Chrysobalaneen, insbesondere ihre Kieselablagerungen. Bot. Zentralbl. **69**, 46 (1897). — Küster, E., Die Pflanzenzelle. Jena (1935). — Wieler, A., Über die wabige Struktur des Zystolithenskelettes und über aktives Flächenwachstum. Protopl. **34**, 70 (1939).

Kurze Mitteilungen über Oenothera.

V. Zur Kenntnis von O. silesiaca n. sp., parviflora L., ammophila Focke, rubricaulis Kleb.

Von O. Renner.

Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel II.

O. silesiaca.

Im Herbarium Silesiacum der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur in Breslau liegt, als *Oenothera muricata* bezeichnet, eine Pflanze, die bei „Naumburg a. B., Boberufer unterhalb der Brücke" im Juli 1931 von TSCHEPKE gesammelt worden ist und die weder mit *O. parviflora* L. noch mit *O. ammophila* Focke noch mit *O. syrticola* Bartl. übereinstimmt. Bei einem Besuch des bezeichneten Standorts im September 1937 (vgl. R. 1938) fand ich den mir neuen Typus in großer Zahl am linken Flußufer von der nach Christianstadt führenden Brücke boberabwärts bis zu der Eisenbahnbrücke teils in dem an *Robinia* reichen Gebüsch nahe dem Ufer (Taf. II, Fig. 1 und Textabb. 1), teils auf

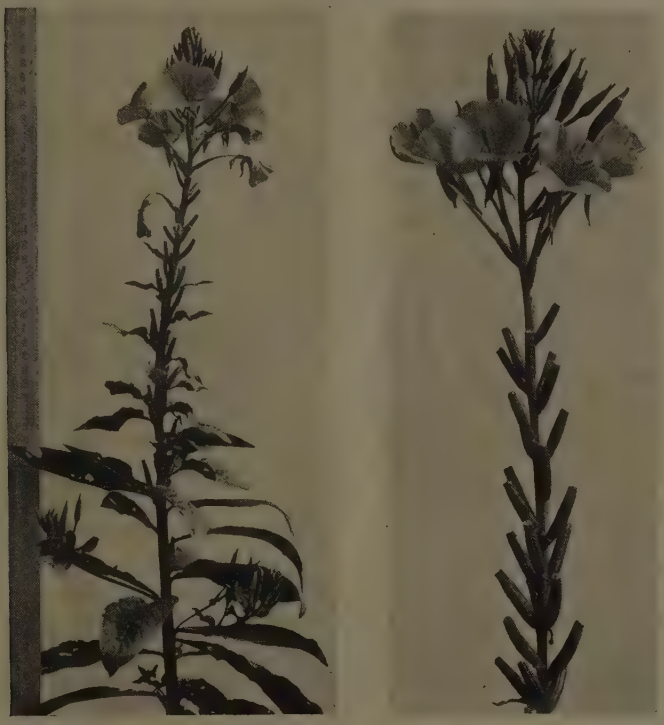
Abb. 1. O. silesiaca am Boberufer bei Naumburg.

Sandflächen zwischen Laub- und Kieferngehölzen, in Gesellschaft von *O. biennis*, *Sedum maximum*, *S. sexangulare*, *Armeria vulgaris*, *Veronica spicata*, *Jasione montana*, *Artemisia campestris*, *Tanacetum vulgare*, *Phalaris arundinacea*, *Calamagrostis epigeios*. In dichten Beständen wächst die Art auch am Bahnhof Christianstadt, nahe den Bahnanlagen und auf benachbarten Sandfeldern. Vielleicht hat sie von hier aus das Boberufer erreicht, wo sie nun innerhalb der wilden Vegetation ganz eingebürgert erscheint. Die Pflanze ähnelt unter den mir bekannten Arten am meisten der *O. atrovirens* Sh. et Bartl. in der dunkelrotbraunen Farbe der Stengel, in den dunkelgrünen, rotnervigen, schmalen Blättern, aber sie ist höher, in allen Teilen größer, die Infloreszenzen sind dichter, die Kronblätter normal, etwa 20 mm lang und breit, nicht sepaloid wie bei *O. atrovirens*, die Früchte dicker, an die der *O. parviflora* erinnernd. In dem Zustand, in dem ich die Pflanze am Standort antraf, waren nickende Stengelgipfel nicht mehr aufzufinden. Bei der Aufzucht im Garten erwies es sich, daß das Nicken ziemlich schwach ist (Taf. II, Fig. 2); weiter, daß die kahlen Laubblätter und Brakteen zeitweise deutlich rotrandig (marginat) und die Kelchzipfelspitzen ziemlich lang, dünn, oft geschweift sind. Die jungen Keimpflanzen und die Rosetten sind mit denen der *O. atrovirens* zu verwechseln. Die neue Art ist *O. silesiaca* genannt worden (R. 1942 b).

Abb. 2. O. (biennis × silesiaca) albisubcurva. Aus Wildsamen des Spontanbastards erzogen. 1938/47, 17. August.

Am Standort wurde an Stellen, wo *O. biennis* neben der neuen Art wächst, mehrmals eine Form angetroffen, die fraglos *O. biennis* zur Mutter und *O. silesiaca* zum Vater hatte: mit hellgrünen, schmalen, weißnervigen, behaarten Blättern, grünen Stengeln, also eine albata;

nicht mehr nickend, aber ohne Zweifel ein *curva*-Typus (Abb. 2). Schon die einjährigen Rosetten waren neben denen der Elterarten sicher zu erkennen. Den reziproken Mischling, die *rubata*, konnte ich nicht finden, aber aus den Wildsamen der *O. silesiaca* erwuchs er in mehreren Individuen, dunkelgrün, teilweise gelbscheckig (von *biennis*-Plastiden), rot-



a b

Abb. 3. O. (silesiaca × biennis) subpictirubata, aus Wildsamen der O. silesiaca aufgezogener Spontanbastard. 1938/90, September und Oktober.

nervig, nicht marginat, mit dunkelrotbraunen aufrechten Stengeln (Abb. 3). Beide Bastarde wurden dann auch im Garten hergestellt und aufgezogen (Nr. 1680, 1683). — Die in Gesellschaft der *O. silesiaca* wachsende *O. biennis* ist völlig typisch, ebenso wie die am oberen Bober, bei Hirschberg im Riesengebirge, wachsende Form. Aus der Absaat der *O. biennis* von Naumburg ging kein Bastard hervor (Nr. 1652, 1653).

Die *albata* ist von der aus *O. parviflora* zu gewinnenden *albi-subcurva* nicht zu unterscheiden, abgesehen von der etwas ansehnlicheren Größe der Blüten, deren Kronblätter etwa 20 mm messen. Die Blätter sind hellgrün, schmal, weich behaart, kaum als marginat zu erkennen, die Infloreszenzgipfel nicken schwach und nur kurze Zeit, der grüne Kelch ist mit feinen, anliegenden Haaren bedeckt. Die Samenbildung bei Selbstbestäubung ist gut, und daß der Mischling sich im Freien reproduziert, geht aus dem Vorkommen ganzer Gruppen von Individuen (auf Sandfeldern bei Christianstadt) hervor; auch die Kreuzung *biennis* × *albata* muß wieder die *albata* geben. In der Absaat des Bastards trat auch *biennis* auf, die Rückkreuzung mit *O. biennis* als Vater kommt also vor, wie zu erwarten (Nr. 1687).

Die *rubata* sieht der breitkronigen *pictirubata* aus *O. atrovirens* × *biennis* zum Verwechseln ähnlich, nur daß sie in allen Teilen etwas größer ist; die Kronblätter messen etwa 25 : 30 mm. Besonderheiten sind: das Abfallen der kleinen Brakteen unter den oberen Früchten (vgl. Abb. 3), und das Abfallen der Fruchtknoten nach Selbstbestäubung, wie es bis jetzt nur von der tetraploiden *pictirubata* bekannt geworden ist. Durch Bestäubung mit *biennis*-Pollen ist eine zweite Generation zu gewinnen, teilweise gelbscheckig (Nr. 1690). Wegen seiner völligen Selbststerilität muß der Bastard, um sich als *rubata* fortzupflanzen, am Standort durch *biennis*-Pollen bestäubt werden, und wenn er von *O. silesiaca* her bestäubt wird, entsteht *silesiaca*. In einer gemischten Population fungiert der Mischling als Platzhalter der *O. silesiaca* (vgl. R. 1937a, S. 211), aber seine Bedeutung ist sicher gering, weil er oft durch eingeimpfte *biennis*-Plastiden lebensunfähig wird.

Weitere Kreuzungen ergaben, daß der Eizellenkomplex der *O. silesiaca* mit *pingens* von *O. atrovirens* in den phänotypischen Eigenschaften, die er vererbt, fast identisch ist, abgesehen von der Gestalt der Kronblätter, und mit *pingens* auch in der Anordnung der Chromosomenenden übereinstimmt; er ist *subpingens* genannt worden. Der Pollenkomplex dagegen ist so gut wie identisch mit dem der *O. parviflora*, *subcurvans*, und soll keinen anderen Namen tragen; höchstens soll wie in analogen Fällen die Herkunft von *subcurvans* durch das Präfix ^{p} bzw. ^{s} gekennzeichnet werden. —

Die Verbindung *rubens* · *subcurvans* ist farblos, soweit sie *biennis*-Plastiden besitzt; durch eingeimpfte *silesiaca*-Plastiden wird sie zum Ergrünen gebracht, aber bis jetzt war kein Sämling genügend ausgeheilt, um aufgezogen werden zu können (Nr. 1638). Der metakline Bastard *O. (silesiaca* × *biennis) subcurvirubata*, der grün (bzw. grün-weiß-scheckig)

sein müßte, ist noch nicht aufgetreten. Farblos bzw. grün-weiß-bunt ist auch *flavens* · ^{s}*subcurvans* aus der Kreuzung mit *O. suaveolens* als Mutter (Nr. 1685a), wie die entsprechende Verbindung aus *O. parviflora* (vgl. Rudloff 1930, S. 504). Die zugehörige *albisubcurva* ist immer grün, der aus *O. biennis* sehr ähnlich, nur mit etwas größeren Blüten.

Die maßgebenden Kreuzungen sind im folgenden zusammengestellt:

O. silesiaca × *parviflora* gibt *subpingens* · ^{p} *subcurvans*, wie *O. silesiaca*, nur mit etwas verkleinerten Blüten (Nr. 1681).

O. parviflora × *silesiaca* gibt *augens* · ^{s}*subcurvans*, von der Mutter nicht zu unterscheiden (Nr. 1684, 1685).

O. silesiaca × *atrovirens* gibt *subpingens* · *flectens*, der *O. atrovirens* sehr ähnlich, aber teils normalkronig, teils cruciat (Nr. 1679).

O. atrovirens × *silesiaca* gibt *pingens* · ^{s}*subcurvans*, der *O. silesiaca* sehr ähnlich, aber teils cruciat teils normalkronig (Nr. 1682).

O. atrovirens × *parviflora* gibt *pingens* · ^{p}*subcurvans*, einen ganz *silesiaca*-ähnlichen Typus, nur teilweise cruciat, weiterhin konstant (Nr. 1659, 1662—1664).

Die Diakinesekonfigurationen der Verbindungen von *subpingens* entsprechen denen von *pingens*, ebenso stimmen die Verbindungen von ^{s}*subcurvans* und ^{p}*subcurvans* miteinander überein, wie die folgende Übersicht nach der Untersuchung von Frau Dr. Preuss-Herzog zeigt.

O. silesiaca = *subpingens* · ^{s} *subcurvans:* 14 (38/92; Nr. 1673).
O. (*siles.* × *parv.*) = *subpingens* · ^{p}*subcurvans:* 14 (39/102; Nr. 1681).
O. (*atrov.* × *siles.*) = *pingens* · ^{s}*subcurvans:* 14 (39/103; Nr. 1682).
O. (*atrov.* × *parv.*) = *pingens* · ^{p}*subcurvans:* 14 (41/119; Nr, 1659).
O. (*bien.* × *siles.*) = *albicans* · ^{s}*subcurvans:* 14 (38/97; Nr. 1688).
O. (*bien.* × *parv.*) = *albicans* · ^{p}·*subcurvans:* 14 (Rudloff 1930).
O. (*siles.* × *bien.*) = *subpingens* · *rubens:* 10, 4 (38/95; Nr. 1674).
O. (*atrov.* × *bien.*) = *pingens* · *rubens:* 10, 4 (bekannt).

In *O. parviflora* und *O. silesiaca* lernen wir ein Paar von Arten kennen, die sich ähnlich zueinander verhalten wie *O. biennis* zu *O. rubricaulis*, *O. suaveolens* zu *O. biennis*, *O. syrticola* zu *O. ammophila*. Die weiter verbreitete *O. parviflora* dürfte der ältere der beiden Biotypen sein, der den Pollenkomplex *subcurvans* zur Konstitution der *O. silesiaca* beigesteuert hat. Die Art, von der der Eizellenkomplex *subpingens* stammt, kann der *O. atrovirens* Sh. et. Bartl. ähnlich gewesen sein.

Außer von Naumburg a. B. ist die *O. silesiaca* noch bekannt geworden von Waldenburg (Schles.), wo A. Peitscher sie in geringer Zahl, nicht weit von der dort häufigen *parviflora*, fand (1937, am Rangier-

bahnhof Waldenburg-Altwasser); die Aufzucht im Garten (Nr. 1676) ergab, daß diese Form kleinere Blüten hat als die von Naumburg, vielleicht infolge von Kreuzung mit *O. parviflora*. Auch bei Breslau ist typische *O. silesiaca* adventiv beobachtet (E. Schalow 1938). Was ich bei Friedrichshagen-Hirschgarten im Fruchtzustand für *O. silesiaca* hielt (vgl. R. 1938, S. 102), erwies sich bei der Kultur im Garten als *O. parviflora* (Nr. 1657).

O. parviflora.

Von den in den deutschen Floren als „*O. muricata* L." bezeichneten Arten habe ich in botanischen Gärten nur *O. parviflora* angetroffen, in München (1919) und in Jena (1920). Außer bei Waldenburg in Schlesien fand ich sie am Bahnhof Friedrichshagen-Hirschgarten, mit besonders kleinen Blüten (Nr. 1657) neben verschiedenen anderen *Oenothera*-Arten, und hier wie bei Waldenburg auch den Bastard *O. (biennis × parviflora) albisubcurva* in je einem Exemplar. Bei Selbstbestäubung verhält sich der Mischling wie der wesensgleiche aus *O. silesiaca*. Der reziproke Bastard, *O. (parviflora × biennis) auctirubata* (Nr. 1658), sieht der *subpictirubata* recht ähnlich, ist auch wie diese oft gelbscheckig, hat aber kleinere Blüten mit schüsselförmiger Krone und dicke, dicht stehende Früchte, die auch bei Selbstbestäubung gut ansetzen. Die Rosetten blühen selbst bei früher Aussaat oft erst im zweiten Jahr, wie die der *O. parviflora*. Die zweite Generation war völlig gleichförmig, bis auf geringfügige Variabilität der Blütengröße (Nr. 1661).

Mit der schlesischen *O. parviflora* wurde die seit 100 Jahren bekannte „*O. muricata*" von Freiburg i. Br., die ich durch Vermittlung von Herrn Prof. Oehlkers von zwei Standorten erhielt, im Garten verglichen. Die beiden Lokalformen sind identisch. Auch die von Al. Braun bei Freiburg entdeckten Bastarde zwischen *O.* „*muricata*" und *O. biennis* waren nach Mitteilung von A. Tröndle 1912 am Dreisam-Damm noch vorhanden. Wie mir aber Herr Prof. Huber 1935 mitteilte, ist dieser Standort zerstört. Ob die Bastarde anderswo bei Freiburg noch vorkommen, ist mir nicht bekannt geworden. Vor allem wäre darauf zu achten, ob auch die *auctirubata*, nicht nur die *albisubcurva*, im Freien existenzfähig ist.

O. ammophila.

Wo *O. ammophila* vorkommt, ist noch zu ermitteln, ob es sich um die typische Form handelt oder um die stärker pigmentierte, besonders am Kelch dunkler rotbraun gefärbte var. *germanica* Boed. Auf Norderney fand ich den normalen Typus in wenigen Exemplaren bei

der Kaserne, aus einem größeren Bestand beim Bahnhof Stelldichein nahm ich ein Exemplar mit, das wie var. *germanica* aussah und im Garten auch ausgeprägte *germanica*-Nachkommen brachte. Es scheint demnach, daß *O. ammophila* zweimal nach Norderney eingeführt wurde. Pflanzen von Borkum und von Spiekeroog erwiesen sich als typische *O. ammophila* (Nr. 1638, 1639).

In den schwachen Exemplaren, in denen man die Oenotheren an ihren sterilen Standorten meist antrifft, sieht der Bastard *O. (biennis × silesiaca) albisubcurva* der ungetupften Form der *albipercurva* (vgl. R. 1937 a, S. 196 ff.) recht ähnlich, und zuerst hielt ich es für möglich, daß die *O. silesiaca* der Vater dieses Mischlings sei. Im Garten erwiesen sich die beiden Formen aber tief verschieden; die *albipercurva* sehr stark, die *albisubcurva* nur schwach nickend, die erstere in der Diakinese mit einem 12er-Ring und einem freien Paar, die letztere mit einem 14er-Ring.

Die ungetupfte p-*albipercurva* wird wohl aus der getupften *O. (biennis × ammophila)* P-*albipercurva* durch crossing-over hervorgegangen sein, wie ich das in der Nachkommenschaft einer trisomischen getupften *albipercurva* beobachtet habe (Nr. 1641; 1642). Über die Beziehung der Blütenfarbe-Allele s und S zu P vgl. R. 1942 a, S. 169.

Bei der Häufigkeit der *p-albipercurva* am Bahndamm um Luckenwalde war zu vermuten, daß sie sich auch mit *O. ammophila* kreuzt. Bei genauer Musterung der Oenotheren-Bestände zwischen Luckenwalde und der nächsten nördlich gelegenen Station Woltersdorf fand ich drei Pflanzen, die schwächer pigmentiert waren als typische *O. ammophila* und die gesuchte pP-Form darstellen konnten. Aufzucht der Absaat im Garten bestätigte die Vermutung: den Nachkommen der drei Individuen fehlten die roten Warzen und Striche am Stengel, die für *O. ammophila* charakteristisch sind und durch das P von *percurvans*, nicht durch das P von *rigens* verursacht werden, und Kreuzung mit *O. biennis* als Mutter ergab p-*albipercurva* (Nr. 1649—1651).

O. rubricaulis.

Die vermutlich in Ost- und Westpreußen heimische Form habe ich auch bei Dresden, bei Waldenburg (Schlesien) und bei Friedrichshagen-Hirschgarten gefunden. Außerdem ist sie mir zugegangen von Bevensen in der Lüneburger Heide (leg. W. Siebs) und von der Weichsel bei Thorn (leg. R. Hölscher). In einigen botanischen Gärten ist sie als *O. biennis* L. kultiviert. Wie die Aufzucht im Garten gezeigt hat, ist ihre Konstanz nicht geringer als die der *O. biennis* (Nr. 1665—1670).

Bei Woltersdorf ist *O. rubricaulis* in das Gebiet der *O. ammophila* eingedrungen, der Bastard *O. (rubricaulis × ammophila)* schien also möglich. Ein nicht ganz wie typische *ammophila* erscheinendes Individuum in der Nähe des kleinen *rubricaulis*-Bestandes hätte der *tincta*-Bastard sein können, aber die Absaat lieferte *ammophila* und *rigirubata*; die Pflanze war also doch nur *ammophila*. Die im Garten ausgeführte Kreuzung *O. rubricaulis × ammophila* brachte dann die Gewißheit, daß die Verbindung *tingens · percurvans* im Freien nicht vorkommen kann. Sie ist nämlich so schwach und blaß, daß sie auch bei sorgfältiger Pflege nicht bis zur Blühreife zu bringen war (Nr. 1671). Der Bastard *O. (ammophila × rubricaulis) rigirubata* ist mit dem *biennis*-Mischling wesensgleich.

Belege[1]).

1. O. ammophila.

Nr.

1635. ammophila von Woltersdorf, nicht typisch aussehend (als rubricaulis × ammophila? gesammelt), Absaat: 37 ammophila typisch, Kelch hellrot; 3 O. (ammophila × biennis) rigirubata. 38/119.
1636. ammophila von Norderney, aus einem kleinen Bestand bei der Kaserne, Absaat: 14 ammophila; Kelch hellrot. 38/122.
1637. ammophila var. germanica von Norderney, vom Bahnhof Stelldichein, Absaat: 23 germanica, Kelch rotbraun. 38/123.
1638. ammophila von Borkum (leg. Schratz), Absaat: 18 ammophila, Kelch hellrot. 38/124.
1639. ammophila von Spiekeroog (leg. K. Zimmermann), Absaat: 18 ammophila, Kelch hellrot. 40/99.
1640. p-albipercurva von Woltersdorf, groß, gigas-ähnlich, Absaat: 64 p-albipercurva normal, 1 Gelbscheck. 38/120.
1641. P-albipercurva tris. serpentina × P-albipercurva normal (beide aus 36/155): 19 P-albipercurva, davon 13 normal, 6 tris. serpentina; 1 ps-albipercurva, ungetupft sulfurea, crossover. 38/178.
1642. P-albipercurva tris. serpentina (aus 36/155) × biennis-München: 34 biennis = albicans · rubens, 26 normal, 8 serpentina; kein P-crossover. 38/179.
1643. ps-albipercurva (aus 38/178) (1) selbst: schlecht gekeimt; 7 ps-albipercurva. 39/95.
1644. ps-albipercurva (aus 39/95) selbst: schlecht gekeimt; 8 ps- albipercurva. 41/46.
1645. pP-ammophila von Woltersdorf Nr. 1, Absaat: 66 pP-ammophila, ohne rote Warzen am Stengel. Keine Bastarde. 38/112.
1646. pP-ammophila von Woltersdorf Nr. 2, Absaat: 66 pP-ammophila, ohne rote Warzen; keine Bastarde. 38/117.
1647. pP-ammophila von Woltersdorf Nr. 3, Absaat: 65 pP-ammophila, ohne rote Warzen; keine Bastarde. 38/115.
1648. pP-ammophila (aus 38/115) selbst: 12 pP-ammophila, ohne rote Warzen, etwas heller grün als normale ammophila. 40/205.
1649. biennis-Mü. × pP-ammophila Nr. 1 (aus 38/112): 16 p-albipercurva, keine P. 39/96.
1650. biennis-Mü. × pP-ammophila Nr. 2 (aus 38/117): 14 p-albipercurva, keine P. 39/98.
1651. biennis-Mü. × pP · ammophila Nr. 3 (aus 38/126): 14 p-albipercurva, keine P; 3 farblose rubipercurva, davon 1 grünscheckig, alle gestorben. 39/99.

1) Die Nummern der Belege schließen an die der Arbeit über das crossing-over (1942) an.

Nr.

2. O. biennis.

1652. biennis vom Boberufer bei Naumburg, neben silesiaca, schien etwas schmalblättrig, Absaat: 71 biennis, typisch, kein Bastard. 38/91.
1653. biennis vom Boberufer, neben silesiaca und albisubcurva, Absaat: 56 biennis, kein Bastard. 38/93.
1654. biennis von Hirschberg, Absaat: 29 biennis, typisch. 38/103.

3. O. parviflora.

1655. parviflora von Freiburg i. Br. (leg. W. Siebs), Absaat: 19 parviflora. 38/125. — 2. Generation: 27 parviflora, blühen erst 2-jährig. 41/28. — Nochmals gesät: 23 parviflora. 42/14.
1656. parviflora von Waldenburg (Schles.), Absaat: 74 parviflora. 38/101. 2. Generation: 12 + 30 parviflora, Kronbl. bis 13 mm. 40/20 und 41/34. 3. Generation: 19 parviflora. 42/13.
1657. parviflora von Friedrichshagen, Absaat: 80 parviflora, Kronbl. 8:9 mm. 38/105.
1658. parviflora von Altwasser (Schles.) × biennis: 39 auctirubata, mindestens 16 davon gelbscheckig. 37/140. Wiederholt von R. 1938, Nr. 1092.
1659. atrovirens × parviflora von Waldenburg (aus 40/20): 24 pictisubcurva, wie silesiaca aussehend, aber teilweise cruciat oder intermediär blühend, Kronbl. wenn normal 15:15 mm. 41/114.
1659a. biennis-Mü. × parviflora-Altw.: 27 albisubcurva, 12 weiße und weiß-grün gescheckte rubisubcurva gestorben. 37/141. Wiederholt von R. 1938, Nr. 1093.
1660. albisubcurva (aus 37/141) selbst: 52 albisubcurva, gleichförmig, nur die Blütengröße etwas variabel. 38/87.
1661. auctirubata (aus 37/140) selbst: 39 auctirubata grün (13 gelbe Sämlinge gestorben; der gebeutelte Zweig war also gescheckt gewesen), sehr große Rosetten, alle rotnervig, erst 2-jährig blühend, Kronen schüsselförmig, kleiner als die der O. biennis, Früchte dick, Fruchtstände dicht. 38/88.
1662. pictisubcurva (aus 41/114, Nr. 1659) cruciat selbst: 83 pictisubcurva, Mehrzahl cruciat, etwa 30 normalkronig, sonst einförmig. 42/139.
1663. pictisubcurva (aus 41/114) normalkronig selbst: 76 pictisubcurva normalkronig, einförmig. 42/140.
1664. pictisubcurva (aus 41/114) cruciat × parviflora: 81 pictisubcurva, alle normalkronig. 42/62.

4. O. rubricaulis.

1665. rubricaulis von Bevensen (leg. W. Siebs), Absaat: 33 rubricaulis, typisch. 38/127.
1666. rubricaulis von Thorn (leg. Hölscher), Absaat: 33 rubricaulis, typisch. 41/77.
1667. rubricaulis von Dresden, Absaat: 31 rubricaulis, typisch. 38/99.
1668. rubricaulis von Waldenburg, Absaat: 16 rubricaulis, darunter 2 dependens. 38/102.
1669. rubricaulis von Friedrichshagen, Absaat: 60 rubricaulis, dabei 1 hemigigas. 38/104.
1670. rubricaulis von Woltersdorf, Absaat: 50 rubricaulis, kein Abweicher. 38/113.
1671. rubricaulis (aus 38/113) × ammophila (aus 38/119): 17 gelbe Sämlinge, sehr langsam wachsend, meist bald sterbend; am 21. Mai leben noch 7, schwach, hellgrün, schmalblättrig, wie velutiflexa; nicht ausgepflanzt. 39/97.

5. O. silesiaca.

1672. silesiaca vom Boberufer Nr. 1, Absaat von Wildsamen: 137 Pflanzen, alle in der Jugend mit rotfleckigen Blättern, davon 132 silesiaca, Kronbl. 18,5:21, aber auch 16:19, sogar 15:16 mm, und 5 breitblättrige subpictirubata, davon 4 stark gelbscheckig. 38/90.
1673. silesiaca vom Boberufer Nr. 2 (neben O. biennis und albisubcurva), Absaat: 183 silesiaca, keine Bastarde. 38/92.
1674. silesiaca vom Boberufer Nr. 3, nicht ganz typisch aussehend, Absaat: 7 silesiaca typisch und 7 pictirubata, davon 5 stark gelbscheckig. 38/95.

Nr.
1675. silesiaca vom Bahnhof Christianstadt, Absaat: 68 silesiaca, Kronbl. 20 : 22, 20:23 mm; keine Bastarde. 38/98.
1676. silesiaca von Waldenburg (leg. A. Peitscher), Absaat: 9 silesiaca, Kronbl. 15:17 bis 13:14 mm. 38/100.
1677. silesiaca vom Bober Nr. 2 (aus 38/92) 1 selbst: 24 silesiaca. 39/92.
1678. silesiaca vom Bober (aus 39/92) selbst: 18 silesiaca, Kronbl. 20:23 mm. 40/96. — Nochmals gesät: 21 silesiaca. 42/25.
1679. silesiaca vom Bober Nr. 3 (aus 38/95) 1 × atrovirens: 22 wie atrovirens, aber Stengel hoch und kräftig, Kronen meist normal, teilweise intermediär bis cruciat, wenn voll ausgebildet 20:17 mm. 39/100.
1680. silesiaca vom Bober Nr. 3 (aus 38/95) 2 × biennis-München: 17 subpictirubata davon 10 gelbscheckig, sehr starke Rosetten, Brakteen der oberen Früchte abfallend, Kronbl. 24:32, 24:30 mm; teilweise erst 2-jährig blühend. 39/101.
1681. silesiaca vom Bober Nr. 2 (aus 38/92) × parviflora von Altwasser (aus 38/20): 30 ganz wie silesiaca, Kronbl. 17,5 ; 20 mm. 39/102.
1682. atrovirens (aus 38/2) × silesiaca (aus 38/95) 1: 55 der silesiaca sehr ähnlich, aber etwas schwächer, Kronbl. 15:15 mm. 39/103.
1683. biennis-München × silesiaca (aus 39/92): 30 albisubcurva sehr kräftig, hellgrün; 8 rubisubcurva farblos, eine davon grünfleckig, sehr früh gestorben. 40/53.
1684. parviflora von Altwasser (aus 38/20) × silesiaca (aus 38/92): 18 sehr große Rosetten, meist erst 2-jährig blühend; ganz wie parviflora. 39/105.
1685. parviflora von Waldenburg (aus 40/20) × silesiaca (aus 40/26): 29 wie parviflora, mächtige Rosetten, meist erst 2-jährig blühend. 41/53.
1685a. suaveolens (aus 40/27) × silesiaca (aus 40/26) : 30 weiße und 1 weißgrün gescheckter Sämling gestorben, flavens · subcurvans; 15 albisubcurva, hellgrün, schlank, kaum marginat, Kelchzipfelspitzen schlank, entfernt, Kronbl. 24:26 mm. 41/90.
1686. albisubcurva vom Boberufer, Absaat: 82 albisubcurva, ganz gleichförmig. 38/94. — 2. Generation: 20 albisubcurva, Kronbl. 19 : 22 mm. 40/39.
1687. albisubcurva von Christianstadt Nr. 1, Absaat: 88 albisubcurva, 15 biennis. 38/96. — 2. Generation: 18 albisubcurva. 40/40.
1688. albisubcurva von Christianstadt Nr. 2, aus einem kleinen Bestand, Absaat: 62 albisubcurva. 38/97.
1689. subpictirubata (aus Absaat von silesiaca und aus der Kreuzung silesiaca × biennis) selbstbestäubt: Früchte fallen immer ab.
1690. subpictirubata (aus 39/101) × biennis-Mü.: 44 subpictirubata, viele Gelbschecken dabei, 1 nanella, Kronbl. 28:35 mm. 42/113.

Zitierte Literatur.

Renner, Wilde Oenotheren in Norddeutschland. Flora **131,** 182—226 (1937 a). — Ders., Über *Oenothera atrovirens* Sh. et Bartl. Zschr. f. Vererbgsl. **74,** 91—124 (1937 b). — Ders., Alte und neue Oenotheren in Norddeutschland. Fedde s Repert. Beih. **C,** 94—105 (1938). — Ders., Über das crossing-over bei Oenothera. Flora **136,** 117—228 (1942 a). — Ders., Europäische Wildarten von Oenothera. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **60,** 448—466 (1942 b). — Rudloff, *Oenothera pachycorpa* Renner. Genetische u. cytologische Untersuchungen. Gartenbauwiss. **3,** 499—526 (1930).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel II.

Tafel II, Fig. 1. O. silesiaca am Boberufer bei Naumburg.
Tafel II, Fig. 2. O. silesiaca, Hauptgipfel zur Zeit der Hochblüte.

Fig. 2.

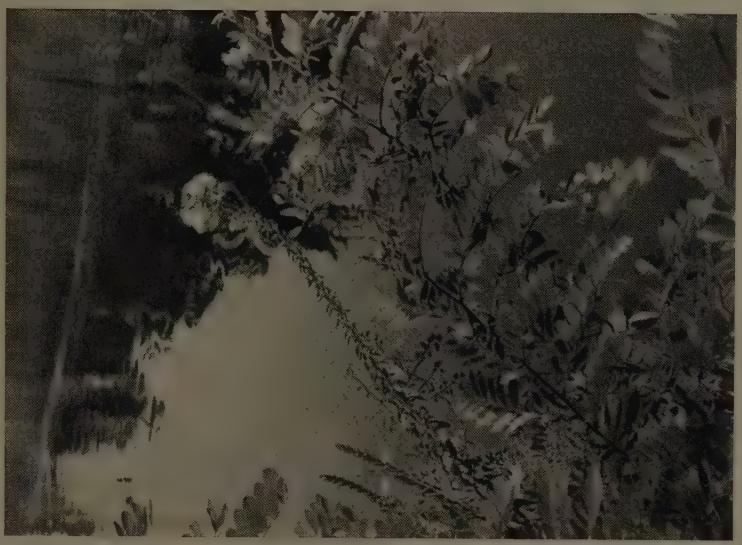


Fig. 1.

Renner.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 36. BAND

DER GANZEN REIHE 136. BAND

MIT 110 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1942/1943

Alle Rechte vorbehalten
Printed in Germany

Inhaltsverzeichnis.

Seite

BAUER, LEOPOLD, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Plastiden von Laubmoosen. Mit 23 Abbildungen im Text . . . . . 30— 84

BEYRICH, HELGA, Über die Membranverkieselung einiger Pflanzenhaare. Mit 16 Abbildungen im Text . . . . . 313—324

GEITLER, LOTHAR, Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik neuer bemerkenswerter atmophytischer Algen aus Wien. Mit 13 Abbildungen im Text . . . . . 1— 29

HARDER, RICHARD, OTTO BODE und HANS VON WITSCH, Über Wechselbeziehungen zwischen Blütenbildung, Brakteenverlaubung und Sukkulenz der Laubblätter bei Kalanchoë Bloßfeldiana. Mit 11 Abbildungen im Text und Tafel I . . . . . 85—100

HERZOG, TH., Moosgesellschaften des höheren Schwarzwaldes . . . . 263—308

KÜSTER, ERNST, Beiträge zur Kenntnis der Rosanoff'schen Kristalle und verwandter Gebilde. Mit 16 Abbildungen im Text . . . . 101—116

MÜNCH, ERNST, Durchlässigkeit der Siebröhren für Druckströmungen. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 223—262

RENNER, O., Über das crossing-over bei Oenothera. Mit 18 Abbildungen im Text . . . . . 117—214

RENNER, OTTO und GUDRUN PREUSS-HERZOG, Der Weg der Pollenschläuche im Fruchtknoten der Oenotheren. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 215—222

RENNER, O., Notiz über blasse Cephalanthera und Tozzia. . . . . 309—312

RENNER, O., Kurze Mitteilungen über Oenothera. V. Zur Kenntnis von O. silesiaca n. sp., parviflora L., ammophila Focke, rubricaulis Kleb. Mit 3 Abbildungen im Text und Tafel II . . . . . 325—334

Grundriß der Gewebezüchtung

Von

Dr. phil. habil. Ilse Fischer

Reichsanstalt für Film und Bild in Wissenschaft und Unterricht

Mit 99 Abbildungen und 3 Tafeln im Text.

VIII, 164 S. gr.8° 1942 RM 12.—, geb. 13.50

Die Technik der Gewebezüchtung hatte sich einst in wenigen Jahren zu einer erstaunlichen Höhe entwickelt. In neuerer Zeit hat sie durch Vervollkommnung der Technik der Organexplantation einen neuen Aufschwung bekommen. Weiterhin wurden in den letzten Jahren wesentliche Verbesserungen bei der Explantation von Geweben von Wirbellosen und von pflanzlichen Zellen erzielt. Dadurch sind eine ganze Reihe aktueller Probleme der Bearbeitung mit Hilfe des Explantationsverfahrens zugänglich geworden Infolgedessen ist das Interesse an der Gewebezüchtung neuerdings auch wieder in weiteren Kreisen lebendig geworden.

Der vorliegende Grundriß hat das Ziel, die Gewebezüchtung als eine biologische Arbeitsmethode darzustellen. Ilse Fischer hat sich das Gebiet in jahrelanger Forschungsarbeit erschlossen, zunächst im Zoologischen Institut der Universität Leipzig und im Pathologischen Institut der Charité Berlin, vor allem aber im Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem.

Die zwischenzellige Organisation

auf der Grundlage der Interzellulartheorie und der Interzellularpathologie

Von

Theodor Huzella

o. ö. Professor der Histologie und Embryologie
an der kgl. ungarischen Peter-Pázmány-Universität in Budapest
Inhaber und Leiter der Biolog. Forschungsstation in Alsógöd (Ungarn)

Mit 80 Abbildungen im Text

X, 246 S. gr.8° 1941 RM 18.—

Inhalt: 1. Die Zellenlehre und ihre Krise. 2. Die Interzellularlehre. 3. Die zwischenzellige Organisation der Gewebekultur. 4. Die mikrokinematographische Darstellung zwischenzelliger Beziehungen. 5. Modellversuche über Entstehung und Bedeutung zwischenzelliger Faserstrukturen. 6. Die Interzellularlehre in bezug auf die Grundprobleme der Biologie. 7. Physikalisch-chemische Grundlagen der Interzellularlehre. 8. Bedeutung der Interzellularlehre für einzelne Probleme der Histogenese und Histophysiologie. 9. Die Interzellularlehre als Grundlage der Interzellularpathologie. 10. Die Beziehungen der Interzellularlehre zur Zellenlehre, zur Ganzheitslehre und zur Gesellschaftslehre. / Schrifttum. Namenverzeichnis.

Der Verfasser ist bis zur Kernfrage des Bindegewebsproblems — ob die Interzellularsubstanzen und -strukturen den Zellen gegenüber als lebend, leblos oder tot zu betrachten seien — vorgedrungen und hat dazu entschieden Stellung genommen. Seine Ausführungen werden in den botanischen und zoologischen Fachwissenschaften, in den morphologischen und physiologischen Wissenschaftsfächern, sowie in medizinischen Kreisen großem Interesse begegnen.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Einführung in die Allgemeine Pharmakognosie

Von

Dr. Otto Moritz

Dozent für Botanik und Pharmakognosie an der Universität Kiel

Mit 8 Abbildungen im Text

XII, 350 S. gr. 8° 1936 RM 15.—, geb. 16.50

Inhalt: **I. Drogen und Drogenpräparate der Ersatztherapie.** 1. Einleitung und Überblick über die Wirkungsmöglichkeiten von Arzneistoffen. 2.—5. Mittel der Ersatztherapie. Hormone. Fermente. Antikörper. Vitamine. / **II. Drogen der übrigen Therapiegebiete, vor allem der Reizumstimmungs- und Symptomtherapie.** A) Anorganische Stoffe und Primärprodukte des Stoffwechsels. 6. Einleitung und anorganische Drogenbestandteile. 7. Saccharid-drogen und -präparate. 8. Proteine und Drogeninhaltsstoffe und Drogenpräparate. B. Sekundärprodukte des Stoffwechsels. 9. Die ersten Umwandlungen der Hexosen als Grundlage der Entstehung von Sekundärprodukten. 10. Drogen mit aliphatischen Säuren. 11. Phloroglucid und Gerbstoffdrogen. 12.—14. Drogen mit ätherischen Ölen und Harzen. a) Körper vom Phenylpropantypus. b) Terpendrogen. c) Terpenharze und Polyterpenkörper. 15. Alkaloide und verwandte Stoffe. 16. Alkaloide im engeren Sinne. 17. Glykosiddrogen. 18. Drogenbeschaffung und Drogenverarbeitung. / Schlußwort. Autoren- und Sachregister.

Dieses neue Lehrbuch behandelt das Gebiet der Pharmakognosie nach dem System seiner inneren Zusammenhänge und bildet so eine Ergänzung zu dem „Lehrbuch der Pharmakognosie" von Karsten und Weber. Es berücksichtigt besonders auch die neue Studienordnung für Pharmazeuten und vermittelt dem Apotheker eine vertiefte Ausbildung, um mitzuhelfen an der Renaissance einer sinnvollen Therapie mit organischen Drogen, deren Wiederbelebung jetzt von den verschiedensten Seiten gefordert wird.

Pharmazeut. Zentralhalle. 1937, Nr. 3 . . . Der Verfasser faßt die Pharmakognosie als pharmazeutische Biologie auf und handelt den umfangreichen Stoff auch von diesem Gesichtspunkt aus ab. Sehr großer Wert wird auf die physiologische Wirkung der Drogen gelegt in einem Umfang, wie er bisher m. W. in keinem Werk zu finden war . . . . . In Summa: es liegt ein recht gutes Werk vor, das nicht nur dem Studierenden, sondern auch dem Lehrenden von Nutzen sein wird. W. Peyer.

Österreich. botan. Zeitschrift. Bd. 86 (1937), 1: . . . . Dem Verfasser ist es durch das ständige und bewußte Hervorheben chemisch-physiologischer Leitgedanken tatsächlich gelungen, einen brauchbaren Leitfaden für den neuzeitlichen Pharmakognosieunterricht zu schaffen und so einem vielfach vorhandenen Bedürfnis der Studierenden abzuhelfen. W. Himmelbauer, Wien.

Deutsche Apotheker-Zeitung. 1937, Nr 20: . . . . Man wird dem Verfasser sehr dankbar sein müssen für seine Arbeit . . . . Es ist dem klar und flüssig geschriebenen Buch ein fleißiger Gebrauch zu wünschen. Sowohl im Unterricht als auch vom berufstätigen Apotheker, der einen Einblick in die Wirkung der Drogen erhalten will, ist das Buch mit Nutzen zu verwerten. Prof. Dr. W. Zimmermann, Tübingen.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA